

Beiträge zur Biologie der Pflanzen

Ferdinand Cohn

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Herausgegeben

von

Dr. Ferdinand Cohn.

Achter Band. Erstes Heft.
Mit fünf Tafeln.

Breslau 1898.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

☞ Das inliegende, dem Titel vorgeheftete Blatt wird gefälliger Beachtung empfohlen.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Prof. Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Oscar Brefeld,
Professor an der Universität Breslau.

Achter Band.

Mit zwanzig Tafeln.

Breslau 1902.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

H

Inhalt des achten Bandes.

Register zum achten Bande.

Auf das Anerbieten des Herrn Verlegers habe ich mich als Nachfolger des verstorbenen Professors **Dr. Ferdinand Cohn** auf dessen Lehrstuhl der Botanik an der Universität Breslau bereit gefunden, die Redaction der **„Beiträge zur Biologie der Pflanzen“** vom nächsten Hefte an zu übernehmen.

Die Zeitschrift wird in der bisherigen Form von zwanglosen Heften weiter erscheinen, so wie sie von ihrem hochverdienten Begründer vor 30 Jahren eingeführt und seither von ihm erfolgreich geleitet worden ist.

Professor Dr. Oscar Brefeld.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Herausgegeben

von

Dr. Ferdinand Cohn.

Achter Band. Erstes Heft.
Mit fünf Tafeln.

Breslau 1898.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Inhalt des ersten Heftes.

Studien über den Hexenbesenrost der Berberitze (Puccinia Arrhenatheri Kleb.)

Von Professor Dr. **Jakob Eriksson** in Stockholm.

Mit Tafel I—III.

Vor etwa 50 Jahren beschrieb M. J. Berkeley in J. D. Hookers (I, 450) „Flora Antarctica" eine neue Art von Becherrost an der *Berberis ilicifolia,* die schon beim ersten Blick dem seit lange bekannten *Aecidium Berberidis* Gmel., dem Aecidiumstadium des Getreideschwarzrostes (*Puccinia graminis* Pers.), ungleich war. Bei dem neuen Berberitzenroste bedeckten die kleinen Rostbecher die ganze Unterseite der kranken Blätter sehr dicht, während dieselben bei dem früher bekannten nur einzelne zerstreute Blattflecken einnehmen. Die neue Becherrostform erhielt den Namen *Aecidium Magellanicum,* weil sie auf Berberitzenzweigen aus der Magellansstrasse beobachtet worden war.

In lebendem Zustande wurde jedoch der neue Berberitzenrost zuerst etwa 25 Jahre später von P. Magnus näher studirt. Infolge einiger in den Jahren 1874—75 gemachten Beobachtungen, als ein ganz ähnlicher Pilz an *Berberis vulgaris* auf der Pfaueninsel bei Potsdam auftrat, gab nämlich Magnus (I, 1) im Jahre 1876 eine kurze Beschreibung über die Natur dieser Krankheit, insoweit er dieselbe hatte darlegen können, und er brachte zugleich zu unserer Kenntniss, dass der fragliche Pilz auch aus anderen Orten in Europa bekannt sei, zum Theil weit früher, als er aus der Magellansstrasse beschrieben wurde. So fanden sich in A. Braun's Herbarium Exemplare, die bei Wien zwischen den Jahren 1815 und 1820 eingesammelt worden waren, und Magnus hatte ausserdem Exemplare aus Prag in Böhmen, aus Krems in Nieder-Oesterreich und aus Eperies in Ungarn gesehen. Stets sei jedoch der Pilz für *Ae. Berberidis* gehalten worden[1]).

Ein Jahr später (1877) wird aus der Schweiz (M. C. Cooke, I, 315) unter

[1]) Magnus ändert zugleich hier den Speciesnamen in der Art, dass er *Ae. Magelhaenicum,* nicht, wie der ursprüngliche Autor, *Ae. Magellanicum* schreibt. Da indessen der Namen des berühmten Entdeckungsreisenden sowohl Magellan wie Magelhaens und Magalhaes geschrieben wird, so finde ich keinen Grund jenem Aenderungsvorschlage beizutreten.

dem Namen *Aecidium graveolens* Shuttl. ein Berberisaecidium besprochen, das nach E. Fischer (I, 26) und Magnus (III, 320) mit dem hier vorliegenden identisch sein soll.

Der Pilz ist nachher im Jahre 1884 von P. A. Karsten (I, 87) für Finland, doch ohne bestimmten Standort, angegeben, wie auch im Jahre 1887 von J. Schröter (I, 381) für den Warthaberg bei Riemberg in Schlesien. Seit etwa derselben Zeit ist der Pilz auch in Schweden, an mehreren Stellen nördlich von Stockholm (Kräftriket, Experimentalfältet, Freskati) beobachtet worden. Im April 1890 erhielt Magnus (III, 320) denselben an *Berberis buxifolia* aus der Umgegend von Santiago de Chile. Endlich berichten in der allerjüngsten Zeit auch P. Dietel u. F. Neger (I, 357) über das Vorkommen des Pilzes in Chile. In dem mit ungeheuren Urwäldern bedeckten Gebiete zwischen der Lagune von Llanquihue und der Stadt Osorno (41° s. Br.) gehört nach ihnen *Berberis buxifolia* zu den häufigsten Sträuchern, und es giebt wenige Sträucher, die den in Rede stehenden Pilz nicht tragen.

Dagegen wird er nicht von C. B. Plowright (II) im Jahre 1889 für England, nicht von W. G. Farlow u. A. B. Seymour (I) im Jahre 1891 für die Vereinigten Staaten von Nordamerika und nicht von A. Blytt (I) im Jahre 1896 für Norwegen angegeben.

Um diesen bemerkenswerthen Pilz, besonders seine Fähigkeit, das Getreide mit Rost anzustecken, genauer kennen zu lernen, sind während der letzten Jahre im Versuchsfelde (Experimentalfältet) der Kgl. Schwedischen Landbau-Akademie Beobachtungen und Versuche angestellt worden, deren Resultate hier mitgeteilt werden.

Bemerkenswerth ist in erster Linie das sehr frühzeitige Auftreten dieser Rostart. Bei Berlin zeigt sie sich nach P. Magnus schon Mitte April und bei Stockholm in der ersten Hälfte des Mai. Am Kräftriket erschienen denn auch im Jahre 1892 die ersten Spuren derselben am 13. Mai. Die Berberitzenblätter, die eben im Begriff waren aus ihren Knospen hervorzuschiessen, hatten damals eine Länge von noch nicht über 5—10 mm erreicht, waren aber doch schon mit Spermogonien sehr dicht besetzt. Nach 2—3 Wochen, Ende Mai oder Anfang Juni, traten daselbst Aecidien auf, welche wie schon gesagt, die ganze untere Blattfläche bedeckten (Fig. 1*a* und *b*)[1]).

In den kranken Blattrosetten sind stets alle Blätter krank, und gewöhnlich sind, wenn nicht alle, so doch wenigstens die meisten Rosetten des Schösslings rostbefallen. Fig. 1 zeigt einen Schössling, dessen sämmtliche Rosetten rostkrank sind, wenn man nur die nächst unterste (mit x bezeichnete) und die Gipfelrosette (y) ausnimmt. In der Regel erreichen die kranken Blätter, wenigstens an den seit Jahren kranken Aesten, nicht dieselbe Grösse wie die gesunden. Ganz besonders ist eine solche Verschiedenheit im Hochsommer

[1]) Zum Vergleich sei hier daran erinnert, dass auf demselben Platze Spermogonien und Aecidien von *Aecidium Berberidis*, jene am 1.—5. Juni und diese am 13.—16. Juni, aufgetreten sind.

auffallend, da der Zuwachs der kranken Blätter viel eher als derjenige der gesunden aufhört. Jene haben, besonders wenn sie sehr jung sind, stark nach oben gebogene Ränder und zeichnen sich sonst noch durch einen herben Geruch aus. Im ersten Stadium der Krankheit sind sie oben mit einem feinen braunen Staube von Spermatien überstreut, die aus den im Blattgewebe eingesenkten Spermogonien (Fig. 2) abgeschieden worden sind. Diejenigen Theile des Berberitzenstrauches, welche solche Blattrosetten tragen, werden in Folge einer allmählichen Verkürzung der Stammglieder Jahr für Jahr immer stärker missgebildet und nehmen das Aussehen von sog. Hexenbesen an.

Das frühe Auftreten dieser Rostform, so wie auch der Umstand, dass dieselbe alle Blätter einer Rosette heimsucht, waren geeignet, den Verdacht zu erwecken, dass vielleicht die Krankheit aus einer sehr frühzeitigen Infektion durch Teleutosporen des Getreideschwarzrostes (*Puccinia graminis*) hervorgehe, da diese Sporen grade zu der Zeit zu keimen anfangen, wo die Blattknospen der Berberitze sich öffnen, was am Experimentalfältet in den Jahren 1892—93 etwa um den 20. April eintrat. Eine zu dieser Zeit erfolgende Infektion könnte vielleicht ein allgemeines Eindringen des Pilzmyceliums in alle Blätter der Knospe und deren völlige Umgestaltung verursachen. Um die Richtigkeit einer solchen Annahme zu prüfen, wurden im Frühjahre 1892 einige Infektionsversuche angeordnet. Diese Versuche dauerten vom Anfange des April an, und die Infektion geschah an im Mistbeete erzogenen Berberitzenpflanzen auf solchen Knospen, die eben im Begriff waren sich zu öffnen, mit Sporenmaterial vom Schwarzrost aus *Triticum vulgare, T. repens, Hordeum vulgare, Dactylis glomerata, Agrostis vulgaris, Aira caespitosa* und *Poa Chaixii.*

Diese Versuche lieferten wohl im Allgemeinen positive Ergebnisse. An den Spreiten und Stielen der spriessenden Blätter entstanden reichliche Aecidien. Diese Blätter zeigten jedoch gar nicht das Aussehen, welches die von *Aecidium Magellanicum* befallenen kennzeichnet. Jene waren stark missgebildet und gedreht, wie man aus einer an anderem Orte (Eriksson u. Henning, I, Taf. 1. Fig. 7) gegebenen Abbildung ersehen kann, während dagegen die von dem letztgenannten Pilze befallenen Blätter, wenn auch kleiner als die gesunden, so doch in der Länge wie in der Breite immer ihre natürlichen Proportionen behalten, ohne irgend welche Verdrehungen[1]). Man kann sich nach diesen Versuchen das *Aecidium Magellanicum* kaum mehr als das Resultat einer sehr frühzeitigen Knospeninfektion mit *Puccinia graminis* denken.

Bemerkenswert ist ferner die Leichtigkeit, mit welcher die Sporen des Hexenbesenrostes keimen, während die des gewöhnlichen Berberitzenrostes, wie an anderen Orten (Eriksson u. Henning, I. 72; Eriksson, I., 557, 563)

[1]) Es scheint der Pilz nach Dietel u. Neger (I, 356) an *Berberis buxifolia* in Chile grössere Umgestaltungen hervorzurufen.

gezeigt worden, in ihrer Keimung sehr launenhaft sind [1]). Bei der Keimung tritt auf gewöhnliche Weise ein Keimschlauch heraus, der den farbigen Inhalt der Spore in sich aufnimmt. Schon nach 2 Stunden hat der Keimschlauch eine Länge erreicht, die den Sporendiameter mehrmals übertrifft (Fig. 4*a*), und nach noch einigen Stunden hat sich die Spitze des Schlauches, wenn die Keimung auf einem Objektträger oder auf einer todten Unterlage stattfindet, schneckenförmig eingerollt (Fig. 4*b*).

Die eigenthümliche Erscheinungsweise des Hexenbesenrostes kann nicht umhin, den Verdacht auf das Vorhandensein eines perennirenden Myceliums im Inneren des Berberitzenstammes zu lenken. Schon Magnus suchte auch eifrig nach einem solchen Mycelium. Gewissermassen blieb dieses Suchen kein vergebliches, da er im Stiele sowie im unteren Spreitentheile kranker Blätter ein Myceliumgewebe vorfand. Dieses Mycelium kriecht nach ihm auf gewöhnliche Weise in den Intercellularräumen, nur hier und da Haustorien in die Zellenlumina hineinsendend. Es liess sich aber gar kein Mycelium im Stamme entdecken. Einige Jahre später (1883) hebt Rathay (I, 14), der ohne Bedenken diesen Pilz unter diejenigen mit perennirendem Mycelium aufnimmt, als fernere Stütze für die Annahme eines solchen Myceliums hervor, theils dass auf den Blättern der Hexenbesen das *Aecidium Magellanicum* alljährlich erscheint, theils dass dessen Spermogonien auch auf Blättern zum Vorschein kommen, welche von abgeschnittenen Hexenbesen im Winter entfaltet werden, wenn man die letzteren mit ihren Querschnitten im warmen Zimmer in Wasser getaucht hält. Weder Rathay noch andere Forscher noch Magnus haben sich jedoch die Mühe gemacht, das etwaige Vorhandensein eines Myceliums im Innern des Stammes mikroskopisch nachzuweisen.

Um eine eigene Einsicht hierin zu gewinnen, untersuchte ich Mitte Mai des Jahres 1892 eine Zahl sehr junge Schösslinge mit eben spriessenden jungen Blattknospen und fand dabei an Längenschnitten von Stammgliedern zwischen kranken Blattrosetten im farblosen Kambiumgewebe unmittelbar ausserhalb des Holzcylinders deutliche Pilzstränge (Fig. 5). Diese Stränge, welche mehr nackten Plasmabändern als wahren, wandumkleideten Fäden glichen, liessen sich leicht an den darin befindlichen gelben Körnern erkennen und von Zelle zu Zelle verfolgen. Auffallend ist es, dass diese Pilzstränge im Innern der Zellen verlaufen. Dieses widerstreitet der allgemeinen Vorstellung, dass das Mycelium der parasitischen Pilze immer auf die Intercellularräume beschränkt sei, wenn man nur die Haustorien — wo solche vorkommen — ausnimmt, welche in das Lumen der Zelle hineingehen, um

[1]) Es mag hier die grosse Häufigkeit der Spermogonienbildung bei *Aecidium Magellanicum* Erwähnung finden, während *Ae. Berberidis* solche nur recht spärlich entwickelt. Inwiefern die auffallende Verschiedenheit in der Keimfähigkeit der Aecidiensporen der beiden Formen hiermit in Verbindung steht, sei jedoch unentschieden gelassen.

die Nahrung für den Pilz einzusaugen. Es scheint hier auch für ein intercellulares Mycelium kein Raum zu sein, da die Zellen des Kambiums ohne Zwischenräume dicht an einander schliessen. Erst im Zellengewebe des Blattes trifft man ein derartiges Mycelium, in sehr jungen Stadien entweder als vereinzelte gewundene Fäden (Fig. 6) oder als pseudoparenchymatische Aggregate solcher Fäden (Fig. 7).

Das hiermit erwiesene Vorkommen von Pilzsträngen auch im Innern des Stammes setzt das Fortleben dieser Pilzart von einem Jahre bis zum anderen mittels eines in der Wirthspflanze perennirenden Myceliums ausser allen Zweifel, wenn auch das eigenthümliche Myceliumleben des Pilzes durch das Beobachtete und hier Mitgetheilte gar nicht so aufgeklärt wird, wie zu wünschen wäre. Wenn aber der Pilz ein perennirendes Mycelium besitzt, so wird damit auch offenbar, wie sich derselbe von einem Zweige des Strauches bis zum anderen verbreiten kann, wenigstens in dem Falle, wo es sich um nicht allzuweit von einander entfernt stehende Zweige handelt. Dadurch wird aber kaum erklärt, wie sich die Krankheit auf solche Zweige des Strauches verbreitet, welche in weiter Entfernung von kranken Zweigen, z. B. von anderen Wurzelschossen ausgehen, da man ja schwerlich annehmen darf, das Mycelium durchdringe den ganzen Stamm von oben bis unten, ober- und unterirdisch, vollständig; sicher aber steht die Verbreitung der Krankheit auf einen vorher durchaus gesunden Berberitzenstrauch ganz und gar unerklärt da. Man muss hier eine andere Erklärung versuchen.

Die Aufmerksamkeit muss sich in diesem Falle zuerst auf die vom Pilze in solcher Häufigkeit erzeugten, leicht keimenden Aecidiensporen richten. Was wird aus diesen Sporen? Die bei vielen anderen Rostpilzen erwiesene heteroecische Lebensweise lenkt unbedingt den Gedanken auf eine Pflanze anderer Art als diejenige, auf welcher die Sporen festen Fuss fassen und den Pilz weiter entwickeln können.

In erster Reihe muss man wohl an unsere Getreidearten denken. Es sagt freilich Magnus (I, 2), er habe nicht sehen können, dass die Schläuche der keimenden Aecidiensporen in das Blatt von *Triticum repens* eindringen, und er fügt noch hinzu, dass trotz des reichlichen Vorkommens des Pilzes auf der Pfaueninsel bei Potsdam das dort wachsende Getreide (Roggen, Gerste, Hafer) dennoch nicht besonders schwer vom Roste gelitten habe. Dadurch war jedoch kaum die Selbständigkeit des Hexenbesenpilzes dem Getreideschwarzroste gegenüber so genügend bewiesen, dass weitere Versuche für unnöthig gehalten werden könnten. In den Sommern 1891 und 1892 wurden deshalb am Experimentalfältet eine Reihe Infektionsversuche mit den Aecidiensporen von *Aecidium Magellanicum* auf Getreidearten angeordnet. Diese Versuche waren 7 an der Zahl, davon 3 auf Hafer, 2 auf Weizen und 2 auf Gerste. Sie ergaben jedoch sämmtlich negative Resultate.

Die Aufmerksamkeit richtete sich indessen gleichzeitig auch auf eine andere Grasart, *Avena elatior*, und zwar aus folgendem Grunde. Beim

Untersuchen der eine hexenbesenrostige Berberitze umgebenden Grasarten am 20. Juni 1891, wurde an einigen Rasen der genannten Grasart eine Uredoform entdeckt, die an der oberen Blattfläche kleine braungelbe zerstreute Pusteln (Fig. 8) bildete. Zwischen den Sporen (Fig. 9) fanden sich keulenförmige Paraphysen (Fig. 10) reichlich eingemischt, denen mehrerer Rostformen der Poaarten ganz ähnlich. Dieser Fund veranlasste zu einem Infektionsversuch auch auf diesem Grase. Die Infection geschah am 21. Juni (1891) an einem in den Topf verpflanzten Exemplare von *Avena elatior* auf die Weise, dass Sporen von *Aecidium Magellanicum* über die Graspflanze geschüttelt wurden, worauf man die Pflanze mit einer Glasglocke bedeckte. Auch dieser Versuch ergab jedoch einen negativen Erfolg. Noch am 20. Juli war keine Spur von Uredo zu entdecken.

Diese sämmtlichen negativen Resultate, so wie auch ein näheres Studium der Localisirung des Hexenbesenpilzes auf den Berberitzenzweigen, forderten nun zum Anstellen von Infektionsversuchen an der Berberitze selbst auf. Die ersten derartigen Versuche fanden an jungen, schon vollentwickelten Berberitzenblättern statt. Auch diese Versuche blieben jedoch ohne jeglichen sichtbaren Erfolg. Die Methode wurde nun etwas verändert. Der Umstand, dass sämmtliche Blätter einer kranken Blattrosette krank zu sein pflegen, so wie auch der, dass jedes kranke Blatt durchaus von dem Pilze durchwebt ist, lenkten den Gedanken darauf, dass es vielleicht eine längere Zeit als ein paar Wochen, vielleicht ein ganzes Jahr brauche, ehe das Mycelium des Pilzes das Blattgewebe recht vollständig durchwuchert hat, und dass eine Infektion an den zarten, in den Blattachseln sitzenden Knospen der Langtriebe, aus welchen Blattrosetten oder Zweige sich im folgenden Jahre entwickeln, versucht werden müsse.

Um zu prüfen, ob vielleicht eine an diesen Knospen ausgeführte Infektion positiven Erfolg liefern würde, wurden 6 in Töpfe gepflanzte Berberitzenpflanzen mit eben ausgeschossenen zarten Langtrieben ausgewählt und sämmtlich am 28. Juni 1891 auf einer Zahl solcher Sprossen sowie auch auf einigen jungen Kurztriebsprossen mit gut keimendem Materiale von *Aecidium Magellanicum* inficirt. Ueber die inficirten Pflanzen wurden Glasglocken gestülpt und die Pflanzen 2—3 Tage lang feucht gehalten. Die inficirten Schösslinge wurden unten durch einen um sie gewickelten Draht gezeichnet und um das Stammglied über jeder inficirten Achselnknospe wurde auf ähnliche Weise ein Leinenfaden gewickelt. Nach einem Monat wurden die Pflanzen am 21. Juli aus dem Gewächshause auf einen schattigen Platz im Versuchsgarten versetzt. Im nächstfolgenden Frühjahre untersuchte ich sämmtliche 6 Pflanzen zu der Zeit, da der Hexenbesenrost an anderen Plätzen zu finden war, aber vergebens. Keine Spur dieser Rostform war zu entdecken. Im darauffolgendem Frühjahre 1893 wurden die Pflanzen nicht mehr gemustert, da nach der Untersuchung des vorigen Frühjahres der Versuch für misslungen erachtet wurde.

Eine neue Durchmusterung der inficirten Berberitzenpflanzen fand erst

im Jahre 1894 am 30. Mai, also 3 Jahre nach ausgeführter Infektion, statt. Zwei von den ursprünglich 6 Pflanzen waren inzwischen verloren gegangen. Von den übrig gebliebenen 4 zeigte jetzt zu meiner grossen Ueberraschung eine Pflanze völlig entwickelten Hexenbesenrost an 2 Zweigen. Diese Pflanze — sie sei hier als Pflanze I bezeichnet — war theils an 2 Langtrieben, an dem einen in den Achsenknospen 2, 4 und 5 von unten und an dem anderen in den Achselnknospen 1, 2 und 3, theils in 4 Kurztriebknospen inficirt worden. Die jetzt vom Hexenbesenrost befallenen Blattrosetten fanden sich an den Seitenzweigen der beiden inficirten Langtriebe [1]).

Bei der Untersuchung der 4 Berberitzen nach Verlauf eines ferneren Jahres, am 26. Mai 1895, also 4 Jahre nach ausgeführter Infektion, trugen noch zwei von jenen Pflanzen Blattrosetten mit *Aecidium Magellanicum* besetzt. Die eine derselben, Pflanze II, die theils an einem Langtriebe in den Achsenknospen 2, 4, 6, 8 und 10 von unten, theils in drei Kurztriebknospen inficirt worden war, zeigte jetzt Hexenbesenrost an dem Zweige, der aus der Knospe 8 des inficirten Langtriebes erwachsen war. Dieser Zweig trug 10 Blattrosetten, sämmtlich rostig, mit sehr verkürzten Stammgliedern. Die andere der beiden neu hinzugetretenen kranken Pflanzen, Pflanze III, die theils an 2 Langtrieben, die eine in den Knospen 2, 3 und 4 von unten und die andere in den Knospen 3 und 5, theils in 2 Kurztriebknospen inficirt worden war, zeigte jetzt rosttragende Blattrosetten an dem einen der beiden Langtriebe. An diesem Langtriebe hatten die unteren inficirten Knospen, wie es mit den unteren Knospen der Langtriebe gewöhnlich der Fall ist, keine Seitenzweige entwickelt, sondern nur Blattrosetten, und diese waren gesund. Dagegen hatte sich aus der Knospe, die dicht oberhalb der obersten inficirten sass, ein neuer Langtrieb entwickelt, der an der Spitze stark rostig war.

Da also 3 von den 4 noch übrig gebliebenen der im Frühjahre 1891 inficirten Berberitzenpflanzen im Jahre 1895 mit *Aecidium Magellanicum* befallen waren und zwar sämmtlich nur an denjenigen Zweigen, die aus inficirten Schösslingen herausgewachsen waren, und da ferner dieses Aecidium weder vorher noch nachher an irgend welcher anderen von den zahlreichen Berberitzen, die in dem Versuchsgarten wuchsen oder noch immer wachsen, aufgetreten ist, so ist kaum zu bezweifeln, dass der hervorgebrochene Hexenbesenrost ein Resultat der im Frühjahre 1891 ausgeführten Infektionen war. Es kann also für bewiesen gehalten werden, dass die betreffende Aecidienform im Stande ist, direct auf dieselbe Wirthspflanzenart, wo sie sich gebildet hat, überzusiedeln, wenn auch eine Zeit von 3—4 Jahren nöthig ist, ehe das durch Infektion erzeugte Mycelium eine solche Ent-

[1]) Die im Frühjahr 1891 als Erkennungszeichen umgewickelten Drähte und Fäden, welche jetzt in dem Stamme fast hineingewachsen sassen, wurden bei dieser Gelegenheit an allen Pflanzen gegen grössere umgewickelte Blechstreifen ausgetauscht. Vgl. Taf. 3, Fig. 13, *1*, *2*, *3* und *4*.

wickelung erreicht hat, dass dasselbe sein Vorhandensein durch hervorbrechende Aecidien kundgeben kann.

Um eine recht deutliche Vorstellung von der Lage der kranken Blattrosetten zu den ursprünglichen Infektionsstellen zu geben, wird hier auf der Tafel 3 eine photographische Abbildung eines der kranken Zweige mitgetheilt, und zwar einer der auf Pflanze I befindlichen, wie dieser kranke Zweig sich im Frühjahr 1895 zeigte. In der Mitte der Tafel sieht man den kranken Zweig. Dieser Zweig, der im Frühjahre 1891 ein frisch ausgewachsener Langtrieb war, entsprang an der Stelle, die auf der Abbildung mit einem Blechstreifen markirt und mit 1 bezeichnet ist[1]), und die Infektion geschah in den Achselnknospen, die sich an den Stellen fanden, welche auch mit Blechstreifen umwickelt, mit den Ziffern 2, 3 und 4 bezeichnet sind und im Frühjahre 1891, ehe der untere Theil des Langtriebes sich weiter entwickelt hatte, den Blattachseln 3, 4 und 5 von unten entsprachen.

Wenn man genauer hinsieht, findet man, dass die ursprünglichen Blattachselnknospen 1, 2 und 3 des Langtriebes keine Zweige ausgeschickt haben. Erst die Knospen 4 (auf der Tafel mit 3 bezeichnet) und 5 (mit 4 bezeichnet) haben solche ausgesandt. Eigenthümlicher Weise ist jedoch kein Rost an denjenigen Knospen oder Zweigen vorhanden, die aus den inficirten Knospen direct entstanden sind, sondern man findet die rostigen Blattrosetten an den Zweigen, die aus dem noch höher gelegenen Theile des Langtriebes vom Frühjahr 1891 entstanden sind, welcher Theil um diese Zeit noch keine eigentlichen Blätter entwickelt hatte. Man könnte hieraus schliessen, dass das Mycelium aus den inficirten Knospen in den Hauptzweig hineingedrungen sei, um dann diesem bis an die Spitze zu folgen. Dieses dürfte auch keine Schwierigkeiten haben, wenn nämlich das Mycelium, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, das Vermögen besitzt, dem Kambiumgewebe zu folgen.

Bei der am 19. Juni 1896 erfolgten Untersuchung der Pflanzen zeigte Pflanze I, da im vorigen Jahre ein Zweig wegen Photographirung weggeschnitten worden war, nur einen mit *Aecidium Magellanicum* befallenen Zweig, und dieser war der zweite von den beiden im Frühjahre 1894 als krank notirten. An Pflanze II war ein Ast krank, derselbe wie im Frühjahre 1895, und dieser hatte nun das Aussehen eines wirklichen Hexenbesens angenommen. So war es auch mit Pflanze III der Fall. Was über den Zuwachs des Myceliums im Inneren der Pflanze oben gesagt worden ist, fand ich auch hier bestätigt. Aus den drei Achselnknospen (im Jahre 1891 No. 2, 3 und 4 von unten) des Triebes, an denen die Infektion stattfand, war kein Ast entsprungen, ja es war auch keine Blattrosette hier mehr zu

[1]) Dicht darunter sieht man noch einen Blechstreifen, der eine andere im Frühjahre 1891 inficirte Knospe bezeichnet. Wie man aus dem Bilde sieht, ist der Zweig, der sich aus dieser Knospe hätte entwickeln und gleich unterhalb des Streifens heraustreten sollen, verloren gegangen.

finden, sondern es erschien der Pilz an den Theilen des Zweiges, die sich aus den noch höher sitzenden Knospen des ursprünglichen Langtriebes entwickelt hatten.

Die sehr bemerkenswerthen Thatsachen vor Augen, d. h. das Vermögen des Hexenbesenpilzes der Berberitze sich Generation nach Generation als Aecidium fortzuentwickeln[1]), konnte ich nicht umhin, mich gegen diejenige Ansicht zweifelnd zu verhalten, die unterdessen von Magnus (II, 17) im Jahre 1893 ausgesprochen worden war, dass der fragliche Pilz mit einer auf *Avena elatior* vorkommenden Rostart zusammengehöre, welche nach der Beschreibung der im Frühjahre 1891 am Experimentalfältet in unmittelbarer Nähe einer hexenbesenrostigen Berberitze beobachteten vollständig gleich war, und mein Zweifel über die Richtigkeit der Magnus'schen Ansicht musste um so grösser sein, weil ein in demselben Jahre ausgeführter Infektionsversuch auf dieser Grasart negativ ausgefallen war.

Als Grund seiner Ansicht führt Magnus an, dass er bei der Untersuchung gewisser von J. Peyritsch in Tirol gesammelter und jetzt im Herbarium der Innsbrucker Universität aufbewahrter Pilze einen am 30. Juli 1888 auf *Avena elatior* neben hexenbesenrostigen Berberitzen bei Innsbruck eingesammelten Rostpilz gefunden habe, welcher auf der beigefügten Etiquette als *Uredo-* und *Puccinia Magelhaenica* bezeichnet werde. Peyritsch habe die Form so genannt, nicht nur in Folge des geselligen Vorkommens, sondern auch in Folge angestellter Infektionsversuche. Er habe einen solchen Versuch am 26. Mai 1888 ausgeführt — auf welche Weise wird nicht näher angegeben — und von den danach erhaltenen rostigen Halmen am 6. Juni, am 2. und am 23. Juli Proben in die Sammlungen gelegt. An den Blättern dieser Halme komme häufig Uredo vor. Magnus selbst nimmt den Pilz unter dem Namen *Puccinia Magelhaenica* Peyr. mscr. auf.

Auch aus anderen Gegenden wird indessen ein Rostpilz auf *Avena elatior* besprochen, welcher mit dem oben beschriebenen identisch zu sein schien, jedoch ohne in irgend welche Verbindung mit einem etwaigen Aecidium des Berberitzenstrauches gesetzt zu werden. So stellte schon im Jahre 1885 Plowright (I, 164) eine Rostart auf, die er *Puccinia perplexans* nennt und die er bei King's Lynn in Norfolk auf *Alopecurus pratensis*, *Avena elatior* und *Poa* sp. gefunden hatte. Die Beschreibung der neuen Art deutet auf Indentität mit der in Tirol und in Schweden beobachteten. Indessen hatten Infektionsversuche, welche Plowright im Frühjahre 1885 (23.—31. Mai) auf *Ranunculus acris* mit Teleutosporen, die von einigen seit dem vorigen Jahre übrig gebliebenen rostigen Blättern genommen wurden, angestellt hatte, als Resultat wohl entwickelte Aecidien gegeben, mit deren Sporen nachher Infektionsversuche auf *Alopecurus* und *Avena* ausgeführt

[1]) Man vergleiche, was für die Wahrscheinlichkeit einer Uebersiedelung des Blasenrostpilzes (*Peridermium Strobi*) von dem Kiefernstamme auf die Kiefernschösslinge selbst an anderem Orte (Eriksson, III. 388 etc.) angeführt worden ist.

wurden, und zwar beide mit positivem Erfolg. Eigenthümlicher Weise enthielten jedoch die so entstandenen Uredopusteln keine Paraphysen. Um diesen auffallenden Umstand zu erklären, dass eine Rostart mit paraphysenerzeugendem Uredostadium in eine Art, der die Paraphysen fehlten, übergehen sollte, stellte Plowright die Hypothese auf, dass die vom Aecidiumstadium erzeugte Form vielleicht nur an gewissen anderen Grasarten, nicht an *Avena elatior* direct ein paraphysenerzeugendes Uredostadium entwickele, und er stellte laut dieser Hypothese eine Anzahl Infektionsversuche an, wobei er als Infektionspflanzen *Poa trivialis*, *P. nemoralis*, *P. pratensis*, *P. compressa*, *Dactylis glomerata* und *Lolium perenne* benutzte, sämmtlich Gräser, bei denen er paraphysenerzeugende Uredo beobachtet haben will. Diese Versuche fielen jedoch alle negativ aus.

In seinem 4 Jahre später erschienenen Handbuche über Englands Rost- und Brandpilze hat Plowright (II, 180) *Avena elatior* als Wirthspflanze der *Puccinia perplexans* ausgelassen, und nimmt an deren Stelle die genannte Grasart, wenn auch mit einem dahintergesetzten Fragezeichen, als Wirthspflanze einer anderen Rostart *P. persistens* auf, und zwar aus dem Grunde, dass er neben *Thalictrum flavum*, dem Aecidienträger dieses sonst auf *Triticum repens* schmarotzenden Pilzes, *Avena elatior* mit einer orangefarbenen, paraphysentragenden Uredo gefunden habe. Die Versuche, mit Aecidiensporen von *Thalictrum* den Rost auf *Avena elatior* zu erzeugen, fielen jedoch negativ aus.

Diese Uebertragung des Pilzes der *Avena elatior* von *Puccinia perplexans* zu *P. persistens*, obgleich die Gründe, den Pilz unter die letztgenannte Art zu stellen, schwach genug sind, kann nicht wohl anders verstanden werden, als dass Plowright selbst die Beweiskraft seiner Versuche vom Frühjahre 1885 bezweifelt hat. Es liegt auch in der That sehr nahe sich zu denken, dass eine unabsichtliche Verwechselung von Grasarten im genannten Frühjahr habe vorkommen können, dass z. B. die verwelkten Blätter, von welchen das Material der erwähnten Infektionsversuche genommen worden war, nicht der *Avena elatior* angehört haben, sondern einer anderen nebenan wachsenden Grasart. Eine solche Verwechselung ist auch sehr verzeihlich, wenn es gilt, der Art nach solche verwelkte Grasblätter zu bestimmen, die durch den Schnee und das Eis des vergangenen Winters schwer gelitten haben. Wie dem auch sei, eine solche Annahme ist den äusserst merkwürdigen Resultaten gegenüber, welche Plowright im Frühjahre 1885 meinte erhalten zu haben, gar nicht unwahrscheinlich.

Einige Jahre später (1892) besprach H. Klebahn (I, 366) einen im Uredostadium paraphysenerzeugenden Rostpilz auf *Avena elatior*. Diese Form kommt nach ihm seit dem Jahre 1886 an einer Stelle bei Hastedt in Holstein unter einigen Pappeln vor. Klebahn nimmt den Pilz als *Puccinia perplexans* Plowr. f. *Arrhenatheri* ohne Aecidiumstadium auf. Ein Aecidium auf *Ranunculus acris* habe Klebahn wohl einige Male gefunden, aber nicht an der Stelle, wo der Pilz auf *Avena elatior*

auftrat, und von dem *Aecidium Magellanicum* spricht er an keiner einzigen Stelle in dem Aufsatze.

Die jetzt hervorgehobene eigenthümliche Stellung, die dieser Rost auf *Avena elatior* einnimmt, — von dem man in England zuerst meinte, er siedele auf *Ranunculus acris* über, dann aber, er beziehe *Thalictrum flavum*, und den Magnus zu *Aecidium Magellanicum* zählte, Klebahn aber als eine Art mit fehlendem Aecidiumstadium (eine *Hemipuccinia*) aufnahm, — veranlasste mich im Frühjahre 1895 den in Schweden vorkommenden Pilz der *Avena elatior* zu erneuerter Untersuchung vorzunehmen.

Am 29. Mai des genannten Jahres wurde ein neuer Infektionsversuch mit *Aecidium Magellanicum* auf *Avena elatior* ausgeführt. Die Infektion geschah auf einem in den Topf verpflanzten Individuum mit 5 Schösslingen, theils an den Spreiten, theils an den Scheiden der Blätter, an im ganzen 60 Infektionsstellen. Das Infektionsmaterial war sehr keimfähig, schon nach 3 Stunden recht allgemein ausgekeimt. Das Resultat war zu meiner nicht geringen Ueberraschung

nach	9	Tagen	hervorgesprosste Uredopusteln	an	29	Infektionsstellen
„	15	„	„	„	55	„
„	27	„	„	„	58	„
„	34	„	„	„	60	„

also schliesslich positive Ergebnisse an sämmtlichen Infektionsstellen. An den Blattspreiten kamen die Pusteln nur an der oberen Seite hervor. Die Uredo war reichlich mit Paraphysen gemischt.

Diese Ergebnisse waren überraschend, nicht so sehr deshalb, weil frühere, auf andere, vielleicht weniger beweisende Weise im Jahre 1891 ausgeführte Versuche negativ ausgefallen waren, sondern vielmehr deshalb, weil die vorher beschriebenen Infektionsversuche mit *Aecidium Magellanicum* auf Berberis selbst gezeigt hatten, dass diese Aecidienform direct auf Berberis übersiedeln kann, ohne irgend welche Grasart als Bindeglied in der Entwickelungskette, und weil die Angaben über das Vorkommen des Pilzes in England nach Plowright und in Deutschland nach Klebahn dazu nöthigten, sich diesen Pilz als eine Art zu denken, welche für ihre Weiterentwickelung keinen Aecidienträger nöthig hätte. In derselben Richtung gingen auch eigene Beobachtungen am Experimentalfältet, wo die betreffende Grasrostform jedes Jahr an recht vielen Localitäten in grosser Häufigkeit den ganzen Sommer hindurch beobachtet worden ist, ganz unabhängig davon ob die Entfernung dieser Localitäten von der Berberitze 100 oder 1000 Meter gross war.

Diese Rostart ist also auf einer mit *Avena elatior* bestandenen Parzelle des der Versuchsstation gehörigen Versuchsfeldes häufig aufgetreten. Die Parzelle wurde im Frühjahr 1894 besäet, und im August desselben Jahres wurde auf der Parzelle häufig Uredo beobachtet. Im nächsten Jahre, 1895,

trat der Pilz wieder auf, und zwar in noch grösserer Häufigkeit, den ganzen Sommer hindurch. In keinem Jahre, nicht einmal so spät wie am 24. September des letztgenannten Jahres, war jemals eine Spur von dem Pucciniastadium des Pilzes an dieser Stelle zu entdecken. Auch im Jahre 1896 ist Uredo hier aufgetreten, jedoch weniger häufig als im Jahre 1895, aber auch dieses Jahr ohne dass Puccinia hervorgetreten ist. Die Localität ist etwa 100 Meter von Berberitzen entfernt, und *Aecidium Magellanicum* ist in dem betreffenden Berberitzengebüsch seit 1894 nicht aufgetreten, und auch vorher nur sehr spärlich.

An einer anderen Localität, neben einem Horst, welcher an der einen Seite durch einen vorspringenden Felsen und an der anderen durch Gartenanlagen begrenzt war, kommt dieselbe Grasart in grösster Häufigkeit wild wachsend seit Jahren vor, und dieselbe Rostform ist daselbst in den Jahren 1892—1895 auch in grösster Häufigkeit aufgetreten, gewöhnlich auch mit Teleutosporenstadium (Fig. II)[1]. Diese Localität ist von der nächsten Berberitze, wenigstens von der mit Hexenbesenrost befallenen, mehr als 500 Meter entfernt.

Diesen Beobachtungen, welche in Uebereinstimmung mit mehreren Erfahrungen aus dem Auslande darauf deuten, dass die fragliche Rostart des französischen Raygrases keine Nachbarschaft von hexenbesenrostiger Berberitze nöthig habe, um von einem Jahre bis zum anderen an einer Stelle fortleben zu können, stellen sich nun die vorher beschriebenen Infektionsversuche mit *Aecidium Magellanicum* auf dieses Gras gegenüber. Wir müssen es also mit einer Rostart zu thun haben, die heteröcisch sein kann, wenn sich die Gelegenheit dazu bietet, die es aber nicht unter allen Umständen ist, sondern theils, wie oben gezeigt, sich als Aecidium von einem Berberitzenstrauche zu einem anderen verbreiten kann — d. h. das Uredo- und Pucciniastadium fakultativ[2]) — theils auch aller Wahrscheinlichkeit nach als Uredo und

[1]) Von dieser Localität stammt das Material des Pilzes, das No. 446 in Eriksson, *Fungi parasitici scandinavici exsiccati*, Stockholm, 1895, bildet.

[2]) Man kennt bisher 6 Rostpilzarten, bei welchen eine wiederholte Aecidienbildung vorkommt. Diese sind *Uromyces Cunninghamianus* Barcl. (Barclay, I, 150), *U. Ervi* (Wallr.) Plowr. (Dietel, I, 263), *U. Behenis* (Dc.) Ung. und *U. Scrophulariae* (DC.) Fuck. (Dietel, II, 395-96), sowie *Puccinia Senecionis* Lib. (Dietel, I, 258) und *P. Valerianae* Carest. (Dietel, II, 397). Von diesen 5 sind solche, bei denen kein Uredostadium in der Natur beobachtet worden ist, zu den Untergattungen *Uromycopsis* und *Pucciniopsis* gehörig, und man kann sich hier die wiederholte Aecidienbildung als Ersatz der fehlenden Uredobildung denken. Nur *Uromyces Ervi* bildet auch ein Uredostadium aus, und zwar an derselben Wirthspflanzenart, gehört also zu der Gruppe *Auteuuromyces*. Unter den wirthswechselnden Uredineen mit einem häufig in der Natur vorkommenden Uredostadium kannte man früher keine mit wiederholter Aecidienbildung; *Aecidium Magellanicum* zeichnet sich von den bis jetzt bekannten analogen Fällen noch durch sein im Inneren der Wirthspflanze perennirendes Mycelium aus, wie auch durch die nach der Infektion verlaufende lange, 3—4jährige Inkubationsdauer.

Puccinia auf der Grasart von einem Jahre zum anderen fortleben kann — d. h. auch das Aecidiumstadium fakultativ[1]).

Man kann sich fragen, inwieweit der betreffende Pilz von *Avena elatior* auf andere Grasarten oder von anderen Gräsern auf *Avena elatior* übersiedeln kann. In dieser Beziehung habe ich bis jetzt nur eine Grasart, *Avena flavescens*, prüfen können. Dieses Gras wurde geprüft, weil eine mit dieser Art auch im Frühjahr 1894 besäete Versuchsparzelle, nur ein paar Meter von der vorher besprochenen Parzelle der *Avena elatior* entfernt, gleichzeitig mit dieser von einer Rostart heimgesucht war, die dem Aeusseren nach dem Raygraspilze ähnlich schien, nur dass sie keine Paraphysen im Uredostadium zeigte. Um zu erforschen, ob dessen ungeachtet irgend eine genetische Verbindung zwischen den beiden Formen vorläge, ordnete ich im Herbste 1895 zwei Versuchsserien an. In der ersten Serie geschah die Infektion am 24. August an 4 Sprösslingen von *Avena elatior* an 33 Infektionsstellen mit Uredosporenmaterial aus *Avena flavescens*, und in der zweiten Serie mit Infektionsmaterial derselben Art am 30. August theils an 4 Schösslingen von *Avena elatior* an 42 Infektionsstellen, theils an 5 Schösslingen von *Avena flavescens* selbst an 41 Stellen. Die Resultate waren auf *Avena elatior* (75 Infektionsstellen) durchaus negativ, auf *Avena flavescens* aber durchaus positiv (41 Infektionsstellen, hiervon hervorgebrochene Uredopusteln nach 8 Tagen an einer Stelle und nach 15 Tagen an sämmtlichen 41 Stellen). In einer dritten Serie geschah die Infektion am 31. August umgekehrt mit Uredosporenmaterial von *Avena elatior* theils an 4 Schösslingen von *Avena flavescens* an 33 Stellen und theils an 3 Schösslingen von *Avena elatior* selbst an 29 Stellen. Die Infektion auf *Avena flavescens* lieferte durchaus negative Ergebnisse, während auf *Avena elatior* nach 15 Tagen Uredopusteln an 7 Stellen und nach 20 Tagen an 18 Stellen zum Vorschein kamen.

Man findet hieraus, dass es keine genetische Beziehung zwischen den Rostpilzformen der beiden Avenaarten giebt. Es bleibt noch übrig nachzusehen, ob vielleicht eine oder einige der bis jetzt ziemlich unerforschten paraphysentragenden Uredoformen auf *Poa, Glyceria, Aira, Milium* etc. mit dem hier behandelten Pilze in Beziehung stehen, was jedoch bei der jetzt bestehenden Kenntniss der sehr weit durchgeführten Specialisirung der Rostpilze nicht besonders wahrscheinlich ist.

Einige Versuche, den Pilz vom Raygrase auf die Berberitze zu übertragen, sind noch nicht ausgeführt, weil sich die Teleutosporen (Fig. 12) noch in keinem geprüften Falle haben zur Keimung bringen lassen, weder da, wo das Sporenmaterial aus einem vorigen Jahre herstammte und während des Winters im Freien aufbewahrt gewesen war, — zwei solche Versuche vom

---

[1]) Man vergleiche, was an anderen Orten über ein ähnliches Fortleben des Getreideschwarzrostpilzes (Eriksson, II, 520 etc.) sowie des Filzrostpilzes (*Cronartium ribicolum* Dietr.) bei *Ribes nigrum* (Eriksson, III, 382) angeführt worden ist.

26. April und vom 9. Mai des Jahres 1894 liegen vor, — noch da, wo das Material von der Sporenernte desselben Jahres stammte, — drei solche Versuche sind am 3. und am 6. September, sowie am 4. October des Jahres 1894 ausgeführt.

Entsteht schliesslich die Frage, wie der fragliche Pilz zu benennen sei, so kann man wohl etwas unschlüssig sein. Er wurde im Jahre 1892 gleichzeitig von Klebahn (im Februar) als *Puccinia perplexans* Plowr. f. *Arrhenatheri* und von Magnus nach Annotirungen auf Peyritschs Herbaretiquetten als *Puccinia Magelhaenica* Peyr. mscr. beschrieben. Ich selbst bin weniger geneigt, den letzteren Namen zu behalten, da es gegen das gewöhnliche Verfahren bei der Benennung heteröcischer Uredineen streitet, den Pilz nach dem Aecidiumstadium zu benennen, auch wenn dieses in der Litteratur früher als die übrigen Stadien des Pilzes bekannt worden ist, sondern ich ziehe den Klebahn'schen Namen vor, doch so, dass der Pilz als eigene Art aufgenommen wird, *Puccinia Arrhenatheri* Kleb., und nicht als Unterart der Plowright'schen *Puccinia perplexans* auf *Alopecurus*, da keine genetische Verbindung mit dieser noch wenig bekannten Art anzunehmen ist, noch mit Fug vorausgesetzt werden kann.

Aus der jetzt gegebenen Darstellung geht hervor:

1. dass der Hexenbesenrostpilz der Berberitze (*Aecidium Magellanicum* Berk.) eine Entwickelungsform eines auf dem französischen Raygrase (*Avena elatior*) schmarotzenden Rostpilzes (*Puccinia Arrhenatheri* Kleb.)[1]) bildet;
2. dass dieser Pilz, wenn auch bisweilen eine wirthswechselnde Species, dies gleichwohl nicht immer ist, da er theils als Aecidium sich von einem Strauche zum anderen verbreiten kann (Uredo- und Pucciniastadium fakultativ), wobei jedoch eine Inkubationsdauer von wenigstens 3, höchstens aber 4 Jahren nöthig ist), und theils wahrscheinlich auch als Uredo und Puccinia fortleben kann (auch das Aecidiumstadium fakultativ); und
3. dass dieser Pilz den Getreidearten ganz unschädlich ist.

Litteratur.

Barclay, A. I. On the life-history of a remarkable Uredine on Jasminum grandiflorum. Transact. of the Linn. Soc. of London, Ser. 2, Bot., Vol. 3, 1891.

Blytt, Axel. I. Bidrag til Kundskaben om Norges Soparter. IV. Peronosporaceae, Chytridiaceae, Protomycetaceae, Ustilagineae, Uredineae. Christiania Vid.-Selsk. Forh. 1896, Nr. 6, Christiania 1896.

[1]) Auf *Avena elatior* kommt ausserdem der Schwarzrost (*Puccinia graminis* Pers.) vor. Vgl. Eriksson, IV, 194—95.

Cooke, M. C. I. Some allied Species of Accidiacei. Bull. Soc. Bot. de Fr., T. 24, Paris, 1877.

Dietel, P. I. Ueber zwei Abweichungen vom typischen Generationswechsel der Rostpilze. Sorauers Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. 3, 1893.

— II. Ueber Rostpilze mit wiederholter Aecidienbildung. Flora, Bd. 81, 1895. Ergänzungsband.

— u. **Neger, F.** I. Uredinaceae chilenses. I. Englers Botan. Jahrb. Bd. 22. 1896.

Eriksson, Jakob. I. Ueber die Förderung der Pilzsporenkeimung durch Kälte. Centr.-Bl. f. Bact. und Paras.-Kunde, 1895, Abth. 2, Bd. 1.

— II. Neue Untersuchungen über die Specialisirung, Verbreitung und Herkunft des Schwarzrostes (*Puccinia graminis* Pers.). Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 29, Berlin, 1896.

— III. Einige Beobachtungen über den stammbewohnenden Kiefernblasenrost, seine Natur und Erscheinungsweise. Centr.-Bl. f. Bact. und Paras.-Kunde, 1896, Abth. 2, Bd. 2.

— u. **Henning, Ernst.** I. Die Getreideroste, ihre Geschichte und Natur, sowie Massregeln gegen dieselben. Stockholm, 1896.

— IV. Welche Grasarten können die Berberitze mit Rost anstecken? Sorauers Zeitschr. f. Pfl.-Krankh., Bd. 6, 1896.

Farlow, W. G. und **Seymour, A. B.** I. A provisional hostindex of the Fungi of the United States. P. 3, Cambridge 1891.

Fischer E. I. Aecidium Magellanicum. Compt. rend. d. trav. prés. à la 72. Sess. d. l. Soc. Helvet. d. Sc. Nat. réun. à Lugano, 1889, Genève.

Hooker, J. D. I. Flora Antarctica. P. 2, London 1847.

Karsten, P. A. I. Finlands Rost- och Brandsvampar (Hypodermii). Bidr. t. kän. om Finl. Nat. o. Folk, Helsingfors, 1884.

Klebahn, H. I. Zur Kenntniss der Schmarotzerpilze Bremens und Nordwestdeutschlands. Zweiter Beitr. Abh. d. nat. Ver. zu Bremen, 1892.

Magnus P. I. Ueber Aecidium Magelhaenicum Berk. Hedwigia, 1876.

— II. Die von **J. Peyritsch** in Tirol gesammelten und im Herbarium der k. k. Universität zu Innsbruck aufbewahrten Pilze. Sep.-Abdr. aus d. Ber. d. nat.-med. Ver. in Innsbruck, Jahrg. 21, 1892/93.

— III. Ueber einige in Südamerika auf Berberisarten wachsende Uredineen. Ber d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 10, 1892.

Plowright, C. B. I. On the life-history of certain British Heteroecismal Uredines. Quat. Journ. of Micr. Sc., Vol. 25, New Ser., London 1885.

— II. Amonograph of the British Uredineae and Ustilagineae, London 1889.

Rathay, E. I. Untersuchungen über die Spermogonien der Rostpilze, Denkschr. d. k. Ac. d. Wiss., Bd. 46, Wien, 1883, Abth. 2.

Schröter, J. I. Pilze. Cohn's Kryptogamenflora von Schlesien. Bd. 3, Lief. 3. Breslau 1887—89.

Erklärung der Tafeln.

Tafel 1.

Fig. 1. Junger Berberitzenschössling mit Hexenbesenrost (*Aecidium Magellanicum* Berk.) in allen Blattrosetten mit Ausnahme der nächst untersten (*x*) und die Gipfelrosette (*y*). Der Schössling in 2 Theile zerschnitten, einen oberen *a* mit 6 und einen niederen *b* mit 2 Blattrosetten $\left(\frac{1}{1}\right)$. $18\frac{10}{6}91$.

Fig. 2. Durchschnitt eines jungen hexenbesenrostigen Berberitzenblattes, 4 Spermogonien an der oberen und 2 an der unteren Fläche, wie auch 2 Aecidien an der unteren $\left(\frac{35}{1}\right)$.

Fig. 3. Reife Aecidiensporen $\left(\frac{375}{1}\right)$.

Fig. 4. Keimende Aecidiensporen, *a* $\left(\frac{375}{1}\right)$ nach 2 und *b* $\left(\frac{150}{1}\right)$ nach 24 Stunden.

Tafel 2.

Fig. 5. Partie vom Kambiumgewebe eines Stammgliedes zwischen 2 hexenbesenrostigen Blattrosetten. Der Schnitt, der vor dem Hervorbrechen der Aecidien genommen worden war, zeigt intercellulare Mycelienstränge, die Kambiumzellen der Länge nach durchlaufend $\left(\frac{800}{1}\right)$ $18\frac{3}{5}93$.

Fig. 6. Sehr junge Partie eines hexenbesenrostigen Blattes, ehe noch die Aecidien hervorgebrochen sind, mit intercellularen Myceliumfäden; *ep* Epidermis $\left(\frac{800}{1}\right)$ $18\frac{3}{5}93$.

Fig. 7. Sehr junge Partie eines ähnlichen Blattes mit pseudoparenchymatischer Anhäufung intercellularer Myceliumfäden; *ep* Epidermis $\left(\frac{400}{1}\right)$ $18\frac{3}{5}93$.

Fig. 8. Blattpartie von *Avena elatior* mit Uredopusteln der *Puccinia Arrhenatheri* Kleb; obere Blattfläche $\left(\frac{5}{1}\right)$ $18\frac{6}{9}94$.

Fig. 9. Reife Uredosporen $\left(\frac{375}{1}\right)$ $18\frac{6}{9}94$.

Fig. 10. Paraphysen, keulenförmig, unter den Uredosporen vermischt $\left(\frac{375}{1}\right)$ $18\frac{6}{9}94$.

Fig. 11. Blattpartie von *Avena elatior* mit Pucciniaflecken von *Puccinia Arrhenatheri* Kleb; untere Blattfläche $\left(\frac{5}{1}\right)$. $18\frac{6}{9}94$.

Fig. 12. Reife Teleutosporen $\left(\frac{375}{1}\right)$.

Tafel 3.

Fig. 13. Zweig einer Berberitzenpflanze, die im Frühjahre 1891 auf 3 Achsenknospen (*2*, *3* und *4*) eines eben ausgeschossenen zarten Langtriebes mit *Aecidium Magellanicum* inficirt worden war und die im Frühjahre 1894 an dem aus diesem Trieb erwachsenen Ast 4 Blattrosetten, a^1, a^2, a^3 und a^4 mit Hexenbesenrost zeigte. *1* Erkennungszeichen des ganzen Triebes. Dicht darunter sieht man noch ein Zeichen, — sämmtliche Zeichen sind umgewickelte Blechstreifen, — das eine andere im Frühjahre 1891 inficirte Knospe zeigt; der Zweig, der sich daraus hätte entwickeln sollen, ist zu Grunde gegangen. Die Photographie im Frühjahre 1895 genommen.

Zur Entwickelungsgeschichte der Helvellineen.

Von **Dr. Gustav Dittrich.**

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Breslau.

Mit Tafel IV. V.

Die erste Arbeit de Barys (I) über Entwickelung der Fruchtkörper von *Ascomyceten* hat im Wesentlichen die Fragen angeregt, welche auch die späteren Forscher auf diesem Gebiete beschäftigt haben. Es sind das 1) die erste Anlage der Fruchtkörper, 2) die Ausbildung des sterilen und fertilen Theiles und 3) das Verhalten der Kerne bei der *Ascosporen*bildung.

Was den ersten Punkt anlangt, so wurde von de Bary und seinen Schülern für eine Anzahl von *Ascomyceten* die Anwesenheit eines Ascogons festgestellt (auch Carpogon oder noch allgemeiner Archicarp genannt), eines distinkten Anfangsgebildes des Fruchtkörpers am Mycel, meist von der Gestalt einer gekrümmten Reihe angeschwollener Zellen, von denen, wie für eine Reihe von *Ascomyceten* nachgewiesen oder doch, bei den Mängeln der früheren Untersuchungsmethoden (Quetschpräparate) nahegelegt wurde, die ascogenen Hyphen entspringen, die dann in ihren Verzweigungen die Asci liefern; bei gewissen sehr einfach gebauten Formen, wie den einascigen *Erysipheen,* sollte das hier einzellige Ascogon direkt zum Ascus werden. Aus dem Ascogon gingen immer nur die fertilen Elemente hervor, dagegen wurden die Fruchthülle und die Paraphysen, soweit solche vorhanden, von Aussprossungen des Basaltheiles, der Trägerzelle des Ascogons, oder der an das Ascogon angrenzenden Hyphen gebildet.

An das Ascogon lehnten sich oft eigenartig gestaltete Zweige der benachbarten Hyphen in der Ein- oder, bei mehrzelligem Ascogon, in der Mehrzahl an, in denen de Bary und seine Anhänger männliche Sexualorgane, Pollinodien oder Antheridialäste genannt, sahen, welche das Ascogon, die Eizelle, befruchteten; infolge dieser Befruchtung sollten sich aus dem Ascogon als Enden der aus ihm entstehenden ascogenen Hyphen die Asci und aus der ganzen Anlage der fertige Fruchtkörper bilden. Es sei indessen schon an dieser Stelle hervorgehoben, dass es so gut wie keinem der älteren Beobachter gelang, einen Uebertritt des Inhaltes der als Antheridien angesprochenen Hyphen in das Ascogon mit Sicherheit zu konstatiren; auch das Schwinden der Scheidewand zwischen den beiden sich berührenden

Gebilden blieb meist zweifelhaft. Dass die früheren Autoren auf diesen Nachweis nicht so grossen Werth legten, erklärt sich aus der Annahme, welche auch de Bary theilte, dass der Sexualvorgang unter Umständen nur in einem innigen Anschmiegen der beiden Organe und einem Uebertritt von befruchtender Substanz durch die Zellwand hindurch zu bestehen brauche. Wir wissen jetzt, dass ein geschlechtlicher Process in der Verschmelzung des Inhaltes der männlichen mit dem der weiblichen Zelle besteht, und dass insbesondere den beiderseitigen Zellkernen, deren Vereinigung den integrirenden Bestandtheil jedes Sexualaktes bildet, hierbei eine hervorragende Rolle zukommt. — Charakteristische Ascogonbildung findet sich bei den *Erysipheen,* bei *Eurotium repens,* bei *Penicillium glaucum* und einigen noch niedriger stehenden Formen *(Eremascus albus, Ctenomyces serratus, Gymnoascus Reessii),* unter den *Pyrenomyceten* namentlich bei *Sordaria,* von *Discomyceten* bei *Ascobolus* und *Pyronema confluens* (vgl. de Bary IV, 213—242, Zopf II, 439—473).

Waren es in diesen Fällen Hyphenauszweigungen, die sich an das Ascogon anlegten, um möglicherweise eine befruchtende Einwirkung auf dasselbe auszuüben, so wurde auch noch ein anderer Modus des hypothetischen Sexualvorganges angegeben, bei dem die männlichen Elemente, ähnlich wie die der *Florideen,* frei beweglich entwickelt sein sollten, als „Spermatien", die das im Innern des Thallus eingeschlossene Ascogon durch Vermittelung eines über die Oberfläche hervorragenden „Trichogyns" befruchteten: So vor allem von Stahl für die *Collemaceen;* ein ähnlicher Befruchtungsakt wurde bei *Polystigma rubrum* vermuthet. Die „Spermatien" wurden als abgegliederte Theile von „*Antheridien*zweigen" angesehen. Diese Angaben sind jedoch später nicht bestätigt worden; vielmehr gelang es Möller, die „Spermatien" von *Collema* nach mehrmonatlichem Aufenthalt in Nährlösung zum Keimen zu bringen, woraus dieser Autor auf ihre Conidien-Natur schloss. In anderen Fällen geht die Entwickelung der Flechtenapothecien nachweislich ohne Betheiligung der „Spermatien" vor sich. Brefeld beobachtete bei den „Spermatien" zahlreicher *Ascomyceten* die Keimung.

In jüngster Zeit hat Thaxter in einer sehr ausführlichen Arbeit über die *Laboulbenien* die Befruchtung der Perithecien-Anlagen durch Spermatien dargethan. Zum mindesten bei dieser Gruppe ist eine phylogenetische Beziehung zu den *Florideen* unverkennbar; indessen wurde doch auch eingewendet, dass die *Laboulbenien,* obgleich sie ja achtsporige keulige Sporangien besitzen, nicht ohne weiteres den *Ascomyceten* zuzurechnen wären, sondern eine vermittelnde Stellung zwischen ihnen und den *Florideen* einnehmen möchten.

Die Schwierigkeiten, welche sich einem exakten Nachweis der Befruchtung des Ascogons entgegenstellten, führten viele Mycologen zu der Anschauung, dass Archicarp und Antheridium zwar morphologisch die Bedeutung der betreffenden Organe bei anderen Gruppen *(Peronosporeen, Saprolegnieen,* Carpogon und Spermatien der *Florideen*) haben, dass

aber aus dieser Homologie nicht nothwendig auf eine sexuelle Funktion dieser Gebilde geschlossen werden dürfe.

Den Fällen von besonders deutlicher Ascogonbildung stehen nun, wenn wir von einer Anzahl zweifelhafter und unvollständiger Angaben absehen, manche *Ascomyceten* gegenüber, die bestimmt kein unterscheidbares Initialorgan besitzen, aus welchem die fertilen Elemente hervorgingen, wo daher auch ein Sexualakt in dem bisherigen Sinne nicht anzunehmen war. Beispiele hierfür wurden von Brefeld, auch von van Tieghem (I) und Bauke (für *Pleospora herbarum*) angegeben. Brefeld gelangte denn auch zu der Ueberzeugung, dass den *Ascomyceten* irgend welche Sexualität vollständig fehle. In dem Auftreten von Ascogonen soll lediglich eine frühe Differenzirung der fertilen Elemente von den sterilen in dem stets asexuell entstandenen Fruchtkörper zu sehen sein; diese Scheidung soll bei ascogonlosen Formen eben erst später, bei manchen Gruppen erst sehr spät eintreten. Mit der letzten Ansicht, welche insbesondere für die höchst entwickelten *Ascomyceten,* die *Helvellineen,* gelten soll, werden sich die folgenden Untersuchungen noch zu befassen haben. — Die an das Ascogon sich anlehnenden Hyphenzweige hält Brefeld für nichts anderes als die ersten Hüllzweige.

Die oben kurz berührte Deutung von Kernverschmelzungen als Sexualakt hat auch auf die Lehre von der Sexualität der *Ascomyceten* eine eigenartige Anwendung gefunden. Es war Dangeard, der in zahlreichen Schriften von *Basidiomyceten, Uredineen* und *Ustilagineen,* insbesondere aber auch von *Ascomyceten* nachwies, dass bei allen von ihm untersuchten Formen dieser Pilzgruppen übereinstimmend vor der Sporenbildung eine Verschmelzung von zwei Kernen erfolgt; diese Erscheinung, welche die Grundlage von Raciborskis Zeugitentheorie bildet, fasste Dangeard als wirklichen Sexualakt auf, was an sich insofern auch eine Berechtigung hatte, als bei den Pilzen mit mehrkernigen Zellen die Möglichkeit bestand, dass die beiden hypothetischen Sexualkerne sich von Mutterkernen ableiteten, die erst in weit zurückgelegenen Entwicklungsphasen derselben Zelle entstammten. Die Zunahme des Chromatins und überhaupt das vermehrte Wachsthum des Verschmelzungskernes waren der Dangeard'schen Auffassung gewiss günstig. Gerade in den jungen *Ascis* fand der genannte Forscher zuerst konstant zwei Kerne, die sich regelmässig zu einem vereinigten, so bei *Peziza vesiculosa, Helvella Ephippium, Geoglossum hirsutum, Acetabula Calyx, Exoascus deformans* und wohl auch bei *Aspergillus glaucus.* Wir werden auf diese Verhältnisse noch mehrfach zurückzukommen haben [1]).

[1]) Dass der einzelne Ascus das Produkt eines Sexualvorganges, allerdings von anderer Art wie Dangeard meint, sein sollte, hatte ehedem Hofmeister geglaubt. Er beobachtete nämlich, dass die Asci in einer bestimmten Entwickelungsperiode mit kleineren, von besonderen dünnen Fäden getragenen Zellen in innige Berührung traten, in denen er männliche Geschlechtsorgane vermuthete. De Bary (1, 30) erwies die Unhaltbarkeit dieser Annahme.

Es lag nahe, die neuere Anschauung von der Rolle der Kerne beim Sexualakt auf die Fruchtanfänge solcher *Ascomyceten* anzuwenden, bei denen nach den Angaben der älteren Autoren ein Ascogon und Antheridium auftreten, zumal die Mikrotomtechnik, die sich inzwischen auch auf botanischem Gebiete Eingang verschafft hatte, für die Aufklärung dieser wie mancher anderer Verhältnisse bei der Entstehung der Fruchtkörper Aussicht gewährte. Das hervorragende Verdienst, die Entwickelung der *Ascomyceten* von diesen Gesichtspunkten aus zuerst untersucht zu haben, gebührt R. A. Harper. Dieser wies an gefärbten Mikrotomschnitten durch die ersten Perithecienanlagen von *Sphaerotheca Castagnei (Humuli)* und *Erysiphe communis* nach, dass zwischen den Endzellen der beiden sich aneinander legenden aufrechten Mycelzweige, welche de Bary als weibliche Sexualzelle und Antheridium angesprochen hatte, eine Perforation der sie trennenden Membranen entsteht, durch welche der Kern der Antheridiumzelle in die bauchige Ascogonzelle übertritt, um mit dem Kerne der letzteren zu verschmelzen. Das Ascogon wächst nun zu einer gekrümmten Zellenreihe heran, deren eine Zelle den Ascus resp. in den weiteren Auszweigungen der aus ihr [1]) hervorsprossenden Hyphen die zahlreichen Asci erzeugt. In den Zellen, welche zu Ascis werden, finden sich regelmässig zwei Kerne, die miteinander verschmelzen. In dieser Kernkopulation würde man nach Dangeard einen Sexualakt zu sehen haben; da indessen die Vereinigung von Ascogon- und Antheridium-Kern mehr den Anschein einer sexuellen hat, indem bei ihr die Kerne zwei verschieden gestalteten Zellen angehören, woraus man wohl eher auf einen verschiedenen sexuellen Charakter der kopulirenden Kerne schliessen darf, so wäre der Kernverschmelzung im jungen Ascus nur ein vegetativer Charakter beizulegen, — wenn man nicht etwa hier in ähnlicher Weise eine zweimalige Befruchtung annehmen wollte, wie es Schmitz für die *Florideen* versucht hat.

Die Bedeutung der Harper'schen Beobachtungen dürfte hauptsächlich in dem Nachweise bestehen, der bisher für die Feststellung einer wirklichen Befruchtung des Ascogons durch das Antheridium in erster Linie fehlte, was ja auch von den Gegnern der Sexualitätstheorie genugsam hervorgehoben worden ist: In dem Nachweis des Uebertrittes geformter Elemente, speciell des Kernes, aus der Antheridiumzelle in das Ascogon; nicht nur die beiden Kerne verschmelzen, sondern das Antheridium giebt auch Plasma an die weibliche Zelle ab und erscheint so nach dem Schliessen der Perforation inhaltsarm.

[1]) Ob wirklich die ascogenen Hyphen bei *Erysiphe communis* alle aus einer Ascogonzelle hervorgehen, konnte Harper nicht mit Sicherheit feststellen. Ein günstigeres Objekt für die Entscheidung dieser Frage, die für den Vergleich des *Erysipheen*-Ascogons mit dem anderer Formen von Wichtigkeit ist, wäre *Microsphaera Alni*, bei welcher die Zahl der Asci gering ist (2—5) und man daher übersichtlichere Bilder erhalten würde. – De Bary hatte angenommen, dass allen Ascogonzellen die Fähigkeit zukomme, Asci hervorzubringen.

Die Bestätigung der Anschauungen de Barys durch Harper hat nicht allgemeinen Beifall gefunden. Von Lindau (in seiner Bearbeitung der *Perisporiales* in Engler-Prantls „Natürlichen Pflanzenfamilien") wurde ein Zweifel an der Kernnatur der kopulirenden Gebilde erhoben. Die Zellkerne der *Erysipheen* sind jedoch, wie ich mich auch selbst überzeugen konnte, eben so beschaffen, wie sie Harper abbildet und beschreibt, die Kerne der fertilen Zellen etwas grösser wie die des Mycels und der Hüllelemente u. s. w. Auch bei Anwendung anderer Fixirungs- und Tinktionsmethoden erhält man, z. B. bei *Erysiphe Galeopsidis,* mit manchen der Harper'schen durchaus übereinstimmende Bilder. — Dagegen hat vor kurzem Dangeard die Angaben von Harper nachuntersucht und u. a. gefunden, dass der Antheridiumast nur einen unbedeutenden Kern enthält und frühzeitig degenerirt; ein Uebertritt des Kernes in die Ascogonzelle wurde nur in einem Falle beobachtet und stellte sich auch hier nur als eine optische Täuschung heraus. Dangeard hält denn an seiner Anschauung fest, dass erst in den Ascusanlagen der Sexualakt stattfindet, indem die hier vorhandenen zwei Kerne mit einander verschmelzen.

Auch das Aussprossen der ascogenen Hyphen aus dem Ascogon des *Ascobolus* hat Harper verfolgt, ohne jedoch eine Befruchtung desselben, welche möglicherweise auf früheren Stadien als den beobachteten stattgefunden haben kann, zu konstatiren. Hier kommuniziren die einzelnen Ascogonzellen durch Löcher mit einander und entleeren alle ihre durch viele, schnell auf einander folgende Theilungen aus je einem entstandenen kleinen Kerne in die grösste Zelle der Reihe, von der dann zahlreiche ascogene Hyphen entspringen.

Anschliessend an die Arbeiten von Harper wäre hier schliesslich eine neuere entwickelungsgeschichtliche Untersuchung von Mary A. Nichols über mehrere *Pyrenomyceten* anzuführen. Nach diesem Autor werden bei *Ceratostoma brevirostre* schraubig gekrümmte Archicarpien und schlankere Antheridien angelegt, meist von verschiedenen Fäden entspringend; die Spitzen beider Gebilde begegnen sich, und die trennenden Zellwände werden aufgelöst, es tritt hierbei aber weder eine Verschmelzung der — in beiden Organen in der Mehrzahl enthaltenen — Kerne ein, noch giebt das Antheridium Plasma an das Archicarp ab. Die Antheridienzweige können indessen auch fehlen oder doch mit dem Archicarp in keine Verbindung treten, das letztere entwickelt sich dann trotzdem zum Perithecium oder wächst in einen vegetativen Faden aus. Ganz analoge Verhältnisse sollen sich bei *Hypocopra* finden. Dagegen entsteht bei *Teichospora* der Fruchtkörper aus einer einzigen Mycelzelle, die sich ohne Betheiligung anderer Hyphenzweige weiter theilt und ein gleichmässiges Gewebe ergiebt, in welchem einzelne vorher von den übrigen nicht unterscheidbare Zellen protoplasmareicher werden und sich zu den jungen Ascis ausbilden. Dieser Fall hat für die im Folgenden wiederzugebenden Untersuchungen insofern besonderes Interesse, als die Art, in welcher hier die Scheidung von fertilen und sterilen Elementen sich aus-

bildet, am meisten unter den nach neueren Methoden untersuchten *Ascomyceten* Aehnlichkeit hat mit den unten näher zu beschreibenden Verhältnissen bei der Entwickelung der Fruchtanlagen von *Mitrula phalloides*. Bei einer *Teichosporella sp.* wurden „degenerirte Rudimente eines Antheridiums" beobachtet. Der Autor deutet denn auch seine Befunde in dem Sinne, dass die von ihm untersuchten *Pyrenomyceten* Sexualorgane und sexuelle Processe in verschiedenen Stadien der Reduktion aufweisen.

In jüngster Zeit erschien noch eine Arbeit von Bucholtz über die Entwickelung von *Tuber excavatum*. Dieselbe verfolgt zwar nicht die ascogenen Hyphen bis auf ihren Ursprung, ist indessen darum hier zu erwähnen, weil ihr Autor die genannte Form mit Rücksicht darauf, dass bei ihr das Hymenium anfangs offen liegt und noch nicht von der Peridie umgeben ist, den *Helvellineen* anzuschliessen sucht, für welche bisher auch allgemein eine gymnokarpe Entstehung der Fruchtschicht angenommen wurde. Ich habe mich bemüht, speciell die Frage nach der gymnokarpen oder angiokarpen Hymenium-Anlage der *Helvellineen* zu entscheiden, und die in dieser Hinsicht gewonnenen Resultate werden uns noch im Folgenden Gelegenheit geben, auf den erwähnten Vergleich zwischen *Tuberaceen* und *Helvellaceen* zurückzukommen. In anatomischer Hinsicht sind die von Bucholtz in den Fruchtkörpern verschiedener *Tuber*-Arten nachgewiesenen „Harzhyphen" von Interesse, deren Vorkommen die von Ed. Fischer gezogene Parallele zwischen *Tuberaceen* und *Gasteromyceten* auch in den Details ihres Baues zu bestätigen geeignet scheint. — Die Angaben Hesses über die ganz eigenartige und von den übrigen *Ascomyceten* völlig abweichende Entwickelung der *Tuberaceen* sind von keiner Seite bestätigt worden.

Die Fragen nach der weiteren Entwickelung der Fruchtkörper der *Ascomyceten* beziehen sich namentlich auf die Art der Ausbildung des Hüllapparates und der übrigen sterilen Theile, auf deren Einzelheiten hier nicht eingegangen werden kann. Bemerkenswerth ist, dass die so verschiedenartigen *Ascus*früchte sich oft aus sehr ähnlich gestalteten Anlagen entwickeln (vgl. *Ascobolus* und *Sordaria*), was darauf hinweist, dass es sich in der mannigfachen Ausbildung der fertigen Fruchtkörper mehr um sekundäre Differenzen als um principielle Unterschiede handelt. So kann man sich auch die Apothecien von den auf den ersten Blick recht abweichend gestalteten Perithecien in der Weise abgeleitet denken, dass sich die Innenfläche der letzteren nach aussen gebogen und auf der ganzen Oberfläche mit dem Hymenium überzogen hat. Wie sich die eigenartigen Formen des fruchttragenden Theiles der *Helvellineen* nicht bloss theoretisch von den scheibenförmigen Apothecien der übrigen *Discomyceten* ableiten lassen, sondern wie die Vertreter dieser Gruppe geradezu in ihrer Ontogenie Entwickelungsstadien aufweisen, auf denen sie *Pezizen*artigen Formen gleichen,

und welche Vorgänge es sind, die zu den mannigfachen, auf den ersten Blick ganz unverständlichen Gestalten ihrer Köpfe und Hüte führen, werden die folgenden Untersuchungen zeigen.

Von den weiteren Schicksalen der fertilen (ascogenen) Hyphen, welche sich, abgesehen von sehr einfachen Formen *(Eremascus, Exoascus)* zwischen anderen sterilen Zellen, dem Hüllapparat und (meist auch) den Paraphysen vorfinden, hat besonders die Art der Entstehung der Ascosporen in den jungen Ascis Interesse erregt. Bereits die erste Untersuchung über Entwickelungsgeschichte der *Ascomyceten,* die de Bary 1863 veröffentlichte, wies auf die Bedeutung der Kerne bei diesem Process hin. De Bary fand in den jungen keuligen Ascis von *Peziza-, Helvella-* und *Tuber*-Arten stets einen sehr deutlich durch sein stärkeres Lichtbrechungsvermögen vom Ascusplasma sich abhebenden rundlichen Körper, dessen Kernnatur er an dem Verhalten bei der Jodfärbung erkannte; ausserdem beobachtete er bei dem schon oben wegen seiner interessanten Apothecienanlagen erwähnten *Pyronema confluens* in weiter gestreckten Schläuchen 2, 4 und endlich 8 immer kleiner werdende Kerne und in Ascis, die in der Sporenanlage begriffen waren, diese 8 Kerne als Centren der Sporen. Dabei zeigte das zur Sporenbildung verwandte Plasma bei Zusatz von Jodlösung ein anderes Verhalten als der im Ascus als Wandbelag und anfangs auch zwischen den Sporen zurückbleibende Theil: Während das erstere sich gelb färbte, nahm das übrige Plasma einen rothbraunen oder violettbraunen Ton an, de Bary unterschied es deshalb als Epiplasma (identisch mit Erreras „Glycogenmasse").

Aus dem successiven Auftreten von 2, 4 und 8 Kernen schloss de Bary mit Recht, dass der primäre Ascuskern eine dreimalige Theilung durchgemacht habe. Wirkliche Theilungsfiguren der Kerne wurden jedoch erst weit später gefunden. Nachdem zuerst Strasburger (Zellbildung und Zelltheilung, III. Auflage, Jena 1880, p. 50) Beobachtungen gemacht hatte, welche auf eine Vermehrung des Ascuskernes durch wiederholte Zweitheilung unzweideutig hinwiesen, gab Sadebeck das Vorkommen achromatischer Spindelfasern in den Schläuchen von *Exoascus* an, und Fisch beschrieb für dasselbe Objekt das Auftreten von eiförmigen Chromosomen. Eingehender sind diese karyokinetischen Figuren von Gjurašin bei *Peziza vesiculosa* studirt worden; er fand sie auf allen Stadien der Ascus-Entwickelung und zwar sollen diejenigen der dritten Kerntheilung, trotz der abnehmenden Grösse, doch die deutlichsten Bilder geben. Der primäre Ascuskern besitzt ein geringes, bei Doppelfärbung blauviolett werdendes Chromatingerüst. Der grosse Nucleolus soll erst nach vollendeter Karyokinese im Plasma verschwinden, um erst in den bereits durch Membranen abgegrenzten Tochterkernen in allmählich zunehmender Grösse wieder aufzutauchen; an den Spindelpolen finden sich strahlige Plasmastrukturen ausgebildet.

Eine äusserst sorgfältige Bearbeitung haben später die Erscheinungen bei der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus durch Harper gefunden,

welcher sie zunächst für *Peziza Stevensoniana* und auch *Ascobolus*, mit gelegentlicher Berücksichtigung einiger anderer *Ascomyceten*, beschrieb. Die Hauptbefunde Harpers sind etwa folgende: In den jüngsten Anlagen der Asci, welche durch die peripherischen, kurzen, durch Scheidewände abgetheilten Endverzweigungen der ascogenen Hyphen dargestellt werden, sind wenigstens vier Kerne vorhanden; diese wandern paarweise auf einander zu, um jedenfalls zu verschmelzen; die so gebildeten zwei Kerne älterer Anlagen verschmelzen nochmals. Das cyanophile fädige Gerüst des ruhenden Kernes zieht sich vor der Theilung zu ungleichmässigen Anschwellungen zusammen, die durch feine Fäden verbunden sind. Das Kernkörperchen schwindet allmählich und wird angeblich zur Bildung der Spindel verbraucht. Diese zeigt die Chromosomen zu einer Aequatorialplatte angeordnet; an den Spindelpolen befinden sich etwas abgeplattet-kugelförmige Körper, von deutlicher Strahlung umgeben (Centrosomen?). Beim Auseinanderweichen betragen die länglich-elliptischen Tochtersegmente jederseits acht an der Zahl. Die Tochterkerne bleiben noch durch die sich gerade streckenden Spindelfasern (nach Gjurašins Vermuthung Reste der gedehnten Mutterkernwand) eine Zeit lang verbunden, sie stellen anfangs dichte kugelige Körper dar, die sich bald mit einer Membran umgeben. In gleicher Weise verlaufen die weiteren Kerntheilungen, die Spindeln der dritten sind, wie schon Gjurašin angab, senkrecht zur Längsachse des Ascus orientirt, so dass die Sporen ursprünglich in zwei Reihen zu liegen kommen. — Noch ausführlicher wurden später von demselben Autor die Kerntheilungsvorgänge und die Sporenabgrenzung in den Schläuchen von *Erysiphe communis* erörtert. Das Centrosoma liegt hier als scheibenförmiger Körper der Wand des ruhenden Kernes dicht an; an den beiden Spindelpolen scheint es nur aus den fest aneinander geschmiegten Basaltheilen der Polstrahlen zu bestehen, also vielleicht kein selbständiges Gebilde zu sein.

Trotz dieser jüngst erschienenen, eingehenden Arbeiten über die Kernverhältnisse im Ascus sind einige Eigenthümlichkeiten, die hierbei auftreten, bisher unerwähnt geblieben, so das Vorkommen und die Entstehung von vier kernähnlichen Gebilden, welche ich in den jungen Sporen des *Ascobolus* sowohl wie bei *Helvella* und *Gyromitra* nachweisen konnte. Die meisten Autoren, auch Harper, fanden selbst in den ausgereiften Ascosporen einen Kern; Dangeard giebt für *Aspergillus glaucus* zwei Kerne an. Dass in den septirten Sporen von *Teichospora*, die mit zahlreichen Schläuchen keimen, worin sich eine gewisse Selbständigkeit der einzelnen, die Spore zusammensetzenden Zellen ausspricht, sich auch eine grössere Zahl von Kernen vorfindet, wie Nichols es abbildet, ist eben mit Rücksicht auf diese Besonderheit der Sporen leicht verständlich und hat mit den am Schluss der folgenden Untersuchungen zu beschreibenden Kernveränderungen in den Sporen von *Helvella Infula* zunächst nichts zu thun.

Gegenüber den älteren, unvollkommenen Untersuchungsmethoden bietet das Studium tingirter Schnittserien so erhebliche Vortheile für die Untersuchung der Strukturverhältnisse der Fruchtkörper und ist, wie man allgemein zugegeben hat, für alle auf das Verhalten der Zellkerne Rücksicht nehmenden Untersuchungen so unentbehrlich oder doch die Präparation so ausserordentlich erleichternd, dass in der folgenden Arbeit diese Methode hauptsächlich angewendet ist. Andererseits stösst allerdings diese Art der Verarbeitung bei solchen Formen, welche nicht einer zum Schneiden geeigneten Unterlage aufsitzen und im Zusammenhang mit dieser eingebettet werden können, auf erhebliche Schwierigkeiten; daher sind namentlich die früher so vielfach entwickelungsgeschichtlich untersuchten coprophilen Pilze in ihren Anfangsstadien nicht gut mit dem Mikrotom zu schneiden. Selbst Harper ist es nicht gelungen, diejenigen frühen Entwickelungsstadien des *Ascobolus* aufzuklären, auf denen möglicherweise eine Befruchtung des Ascogons erfolgt. Sodann ist die Betrachtung von Quetschpräparaten und Freihandschnitten für die Verfolgung des Zusammenhanges der Hyphenzüge unentbehrlich. Das Richtige wird daher sein, sich zunächst an gewöhnlichen Präparaten über die gröberen Lagerungsverhältnisse zu orientiren und dann mit Mikrotom und Färbung die Einzelheiten in der Struktur sichtbar zu machen.

Was die Beschaffung des Materials anlangt, so wurde von der Kultur der zu untersuchenden Arten in durchsichtigen Nährmedien Abstand genommen, da viele Pilze nach den bekannten Methoden gar nicht künstlich zu züchten sind; gerade für die im Folgenden behandelten *Helvellineen* dürfte die Erziehung von Fruchtkörpern in Kulturen sobald nicht gelingen. Die nachstehend beschriebenen und abgebildeten Stadien der Fruchtkörperbildung sind in der Natur selbst gefunden und aus ihrer Vergleichung der Entwickelungsgang der betreffenden Formen festgestellt worden.

Die geeignetsten Methoden der Fixirung und Färbung habe ich am *Ascobolus* erprobt, von dem ich bald zu Beginn der Arbeit eine sehr ergiebige und anhaltende Kultur auf Kuhdünger erhielt. Als Fixirungsflüssigkeiten wurden neben anderen nicht bewährten (absolutem Alkohol, Platinchlorid, Pikrinsäuregemischen) der von F. Rosen für pflanzliche Objekte zuerst empfohlene Keiser'sche Sublimateisessig (10 Theile Sublimat, 3 Th. Eisessig, 300 Th. Wasser) und eine sehr verdünnte Flemming'sche Mischung (ca. 0,06 % Osmiumsäure, 0,06 % Eisessig und 0,2 % Chromsäure in wässriger Lösung) mit dem besten Erfolge verwendet [1]). Die Einwirkungsdauer betrug 3—20 Stunden, je nach Grösse und Zartheit des Objektes. Was die Vorzüge dieser beiden Fixirungsmittel in ihrem Verhältnis zu einander betrifft, so wird bei der angegebenen Verdünnung und Einwirkungsdauer des Flemming'schen Gemisches eine Schwärzung von Plasma und Kernen allerdings vermieden, dagegen ist in manchen Fällen das gleichmässig dunkle

[1]) Diese Lösungen sind in den Erklärungen zu den Figuren kurz mit „Keiser“ und „Flemming“ bezeichnet.

Kolorit, welches gewisse damit fixirte Objekte, z. B. Blattorgane, annehmen, störend; so wird bei *Pseudopeziza Trifolii,* welche kleine schwarze Flecke auf Kleeblättern bildet, durch die Flemming'sche Flüssigkeit das ganze Blatt schwarz, was später beim Schneiden das Auffinden der infizirten Stellen erschwert. Dafür erwies sich mir diese Fixirung für manche Objekte, wie die *Erysipheen,* der Keiser'schen überlegen. Die Anwendung der letzteren ist wiederum einfacher und giebt bei fleischigen Fruchtkörpern, wie es die im Folgenden behandelten *Helvellineen* sind, auch so gute Resultate, dass sie zumeist benutzt wurde.

Das Auswaschen der Flemming'schen Flüssigkeit hat mit fliessendem Wasser mindestens 24 Stunden zu erfolgen; die mit dem Sublimatessig fixirten Objekte habe ich zur Entfernung des Sublimats in 50% Alkohol gebracht, den ich mehrmals in kurzen Zwischenräumen, unter öfterem Bewegen des Gefässes, wechselte.

Für solches Material, welches nicht sogleich verarbeitet werden kann, ist die längere Aufbewahrung in starkem Alkohol entschieden zu widerrathen, weil dadurch eine gute Färbung, zumal der einzelnen Kernbestandtheile, unmöglich gemacht wird. Das reichhaltige Material von *Erysipheen,* welches ich in dieser Weise konservirt hatte, war, als es nach etwa zwei Monaten untersucht werden sollte, völlig unbrauchbar geworden. Weniger wie das feine Hyphengeflecht dieser Formen leiden die fleischigen Fruchtkörper der *Discomyceten* unter dem anhaltenden Aufenthalt in Alkohol; doch war eine Folge von dieser Art der Konservirung, dass die Kerne bei den Färbungen meist nur als roth resp. bei der Hämatoxylinfärbung blauschwarz gefärbte Körper hervortraten, wie das in den Figuren auch wiedergegeben ist. Dass es sich bei diesen Gebilden wirklich um Kerne handelt, konnte ich durch die Kontrolle an später nochmals frisch gesammeltem und sogleich verarbeitetem Material mit Sicherheit feststellen. Ich habe infolgedessen später die fixirten und gehärteten Objekte immer gleich bis in den Paraffinblock übergeführt, in dem sich die feineren Strukturen, wenigstens für die Dauer der Arbeit, recht gut hielten.

Das Durchtränken mit Paraffin geschah nach der im Pflanzenphysiologischen Institut geübten Methode; es wurde besonders auf eine ganz allmähliche Erhöhung der Temperatur des Xylol-Paraffins Bedacht genommen und bei kleinen Objekten der Aufenthalt im Xylol-Paraffin und im Paraffin von 45° Schmelzpunkt auf nur je 1½—3 Stunden beschränkt. Das zur Herstellung des Blockes benutzte Paraffin hatte einen Schmelzpunkt von 56°; bis zu dieser Temperatur wurde vorher das leichter flüssige mit den Objekten in dem Rosen'schen Ofen langsam erwärmt. Die 5—7,5 μ dicken Schnitte wurden mit 50% Alkohol bei ca. 32° aufgeklebt, zu welchem Zwecke sie eine Nacht über in der obersten Abtheilung des Paraffinofens verblieben.

Gefärbt habe ich die Schnitte meist nach der M. Heidenhain'schen Eisenhämatoxylin-Methode mit der von F. Rosen angegebenen Nachfärbung mit Rubin S. Dieses namentlich zur Kerntinktion vielfach angewandte Ver-

fahren erwies sich mir auch als ein ausgezeichnetes Mittel zur Erkennung der fertilen (ascogenen) Hyphen, welche sich sonst auf frühen Stadien von den sterilen nur sehr schwer unterscheiden lassen. Bringt man Schnitte durch einen Fruchtkörper, wie das für *Mitrula* weiter unten genauer beschrieben und abgebildet ist, auf ½—12 Stunden in eine 2¼% Eisenammonalaunlösung und nach flüchtigem Abspülen in Wasser ebenso lange in eine gereifte Hämatoxylinlösung [1]), so erscheinen bei der Untersuchung die Zellen ziemlich gleichmässig blauschwarz gefärbt; wäscht man nun mit der obigen Eisensalzlösung den Farbstoff vorsichtig wieder aus, so entfärben sich nicht alle Zellen gleichmässig, vielmehr bleiben gewisse Partieen von Schläuchen noch völlig dunkel und undifferenzirt, während in den anderen Hyphen kaum noch die Membranen und Kerne einen blauen Ton bewahrt haben. Setzt man das Auswaschen fort, so hellen sich allmählich auch die bisher undurchsichtigen Hyphen auf und lassen grosse, deutliche Kerne erkennen. Ihr Inhalt wird, nach vollkommener Extraktion des Hämatoxylins aus dem Plasma, durch das Rubin S stark roth gefärbt, der übrige Theil des Fruchtkörpers nur weit schwächer. Diese Hyphen sind nun aber, wie ihre Verfolgung bis in die reifen Fruchtkörper lehrt, diejenigen, welche später die Asci erzeugen; wir haben sie daher als ascogene zu bezeichnen. Speciell mit der beschriebenen Färbe-Methode gelang es mir, bei *Mitrula* und *Leotia* die ascogenen Hyphen auf weit früheren Stadien nachzuweisen, als sie nach der bisherigen Annahme vorkommen sollten, und sie bis auf ihren Ursprung in den jungen Fruchtanlagen zu verfolgen. Eine ähnliche Unterscheidung zwischen fertilen und sterilen Theilen ist natürlich auch mit anderen Farbstoffen möglich; indessen tritt sie gerade bei der beschriebenen Beizung und Differenzirung von Hämatoxylinpräparaten am schärfsten hervor. Die stärkere Färbung der ascogenen Hyphen beruht auf ihrem reichen Gehalt an Bildungsstoffen.

Scharfe Kernfärbungen erhält man mit den in Rede stehenden Farbstoffen in der Weise, dass die Differenzirung der überfärbten Schnitte mit dem Eisenammonalaun so lange fortgesetzt wird, bis nur noch die Nucleolen blauschwarz erscheinen; durch das Rubin S (Einwirkungsdauer einer wässerigen Lösung fünf Minuten oder länger, Differenzirung in schwachem Alkohol) wird alsdann das Chromatin gefärbt (vergl. Fig. 2). Die geringe Menge des letzteren ist es, welche hauptsächlich die Erzielung guter Kerntinktionen bei den im Folgenden behandelten *Helvellineen* erschwert. Die besten Bilder von der Struktur der Kerne ergeben hier die ascogenen Hyphen auf den Stadien ihres ersten Auftretens und die jungen Asci.

---

[1]) Es wurde hierzu das jüngst von M. Heidenhain zur Centrosomen-Färbung besonders empfohlene, haltbare Weigert'sche Hämatoxylin benutzt: 1 g Hämatoxylin wird in 10 ccm Alkohol gelöst und 90 ccm Wasser zugesetzt, das Ganze mindestens einen Monat in unverschlossener Flasche stehen gelassen und zum Gebrauch eine Quantität davon mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnt.

Klare Bilder von den Kernverhältnissen in den Ascis erhielt ich mit Fuchsin-Jodgrün. Die von Zimmermann angegebene Mischung (9 Theile 0,1% wässr. Jodgrünlösung mit 1 Theil conc. wässr. Fuchsinlösung) wurde, eventuell erst nach ca. 24-stündiger Einwirkung des stark verdünnten Gemisches (1 : 100 Wasser), für 2—5 Minuten auf die Schnitte gebracht und diese dann in neutralem absoluten Alkohol abgespült.

Geeignet ist ausserdem Saffranin-Gentianaviolett, wenngleich ich derartig scharfe und alle Details wiedergebende Bilder, wie sie Harper zeichnet, hiermit nicht erhalten konnte. Die Hermann'sche Saffraninlösung (1 Theil in 10 Th. Alkohol gelöst und 90 Th. Anilinwasser dazu) wurde ½—2 Stunden einwirken gelassen, dann mit Alkohol ausgewaschen, bis die Nucleolen noch grell roth gefärbt waren und das Plasma einen rothen Schein hatte, darauf 5—20 Minuten in eine der obigen entsprechende Lösung von Gentianaviolett getaucht und der überschüssige Farbstoff mit blossem Alkohol entfernt (die Anwendung von Orange G gab mir keine guten Resultate), bis bei der Kontrolle unter dem Mikroskop die Blaufärbung auf die Kerne beschränkt war.

In einigen Fällen zeigte sich eine Vorfärbung der Objekte im Ganzen von Vortheil, sie wird später bei *Mitrula* ausführlich beschrieben werden.

Die Präparate wurden in Canadabalsam eingeschlossen und untersucht, da Glycerin vielfach, zumal bei längerer Einwirkung, die Farben extrahirte.

Eine Gruppe von *Ascomyceten*, bei der die Entwickelung der Fruchtkörper noch völlig unbekannt ist, sind die *Helvellineen*, in ihren grossen Formen, den als Speisepilzen geschätzten Morcheln und Lorcheln, die stattlichsten und auffälligsten *Discomyceten*. Man hat die Vertreter dieser Gruppe, deren mannigfach gestalteter Sporentragender Theil einem Stiele aufsitzt, in zwei Familien gesondert, *Geoglossaceen* und *Helvellaceen*, die jedoch kaum scharf von einander zu trennen sind. Es ist mehr die geringe Zahl der Repräsentanten, welche eine Eintheilung der *Helvellineen* in diese Untergruppen ermöglicht, als wesentliche Merkmale. Zwischen der Keulenform der meisten *Geoglossaceen* und der Hutform der *Helvellaceen* stehen die *Cudonieen* mit „kopfförmiger" Fruchtscheibe, in deren Gestalt sich *Cudonia* etwa einer *Verpa* nähert; *Leotia* vermittelt durch die länglich-spindelförmige Gestalt ihrer Sporen zwischen den noch mehr gestreckten, fadenförmigen der übrigen *Geoglossaceen* und den ellipsoidischen der *Helvellaceen*, wie auch die Form ihrer Asci in der Mitte zwischen denen der beiden genannten Gruppen steht. In *Leotia* und ihren Verwandten werden wir also nach dem Aussehen wie nach dem mikroskopischen Bau der Fruchtkörper wohl nicht mit Unrecht Uebergangsformen der einfacheren Ausbildung von *Geoglossum* und *Mitrula* in die komplicirtere der Morcheln und Lorcheln und damit Zeugen der Einheitlichkeit der Gruppe der *Helvellineen* sehen dürfen; man fast beide Untergruppen daher wohl auch zweckmässig als eine einzige Familie „*Helvellaceen*" zusammen. Auf diese enge Verwandtschaft

beider Familien wird weiter unten, bei Erörterung der analogen Bildungsstadien solcher Formen, die in weiter fortgeschrittenem Zustande einander sehr unähnlich sind, noch zurückgegriffen werden. — Ein abweichendes Aussehen von dieser überwiegenden Mehrzahl der *Helvellineen* zeigen die *Rhizinaceen* mit ihren ungestielten, gewölbten bis umgeschlagenen Fruchtscheiben.

Bei den *Helvellineen* war es bisher noch immer ganz ungewiss, ob ihr Hymenium zur Zeit seiner ersten Anlage bereits frei liegt, also vollkommen gymnokarp ist, wie das allerdings in den floristischen Werken allgemein angenommen und geradezu als unterscheidendes Merkmal zwischen den beiden Abtheilungen der *Discomyceten*, den *Pezizineen* und *Helvellineen,* angeführt wird. Dieser letzteren Ansicht war auch Schröter [1]), und er stellte aus diesem Grunde die *Helvellineen* und im Anschluss an diese die übrigen *Discomyceten* in seinem System allen anderen *Carpoasci* voran, während andere Forscher (Lindau) [2]) im Perithecium die Grundform der Ascusfrucht und demgemäss in den *Discomyceten* Abkömmlinge der *Pyrenomyceten* sahen. Eine solche Anschauung verträgt sich aber nicht mit der Annahme, dass in gewissen Fällen das Hymenium bei *Discomyceten* nicht auch „irgendwie geschlossen“ entstehe. Beiläufig bemerkt werden auch manche andere Formen dieser Gruppe für völlig gymnokarp gehalten, so *Pyronema, Sclerotinia,* die sehr einfach gebauten Früchte von *Ascodesmis.*

Was die vorliegenden thatsächlichen Untersuchungen über die Entwickelung der Fruchtkörper der *Helvellineen* anlangt, so ist hier nur eine kurze Notiz bei Brefeld (Heft IV., 130) anzuführen. Danach sollen die ascogenen Hyphen bei mehreren Arten von *Geoglossum, Leotia lubrica P.,* einer Reihe *Morchella-* und *Helvella-*Arten in ähnlicher Weise wie bei einigen von Brefeld untersuchten *Pezizen,* speciell *P. Sclerotiorum,* sehr spät und erst nach Anlage des Paraphysenlagers zu einer Zeit auftreten, wo die äussere Form des Fruchtkörpers schon fast fertig ausgebildet ist, indem sie innerhalb des bis dahin durchaus gleichartig sterilen Gewebes eine Strecke weit unter der Oberfläche von denselben Hyphen entspringen, welche vorher die Paraphysen erzeugt haben. Der genannte Autor sieht, wie schon oben erwähnt wurde, in dem Auftreten oder Fehlen eines Ascogons lediglich eine frühere oder spätere Differenzirung der ascogenen Hyphen gegenüber den steril bleibenden Elementen des Fruchtkörpers; da nun ein Ascogon gerade bei einfacher gebauten Formen auftritt, so liesse sich die allmählich immer mehr verspätete Ausbildung der fertilen Schläuche zur Konstruktion einer aufsteigenden Reihe benutzen, an deren Spitze dann die *Helvellineen* recht gut passen würden. — Die später von Brefeld mit einer Anzahl *Helvellineen* angestellten Kulturversuche, welche insbesondere auch die Frage nach der Beschaffenheit der Hymeniumanlage entscheiden sollten, ergaben keine Resultate (Heft X., 340); theils waren die Sporen überhaupt nicht zur

[1]) Engler-Prantl: Natürl. Pflanzenfamilien. Theil I, pag. 162—172.
[2]) ibid. 178, Anmerkung.

Keimung zu bringen, theils wurden zwar Mycelien gebildet, irgend welche Fruktifikationen traten jedoch an diesen niemals auf.

Die folgenden Untersuchungen betreffen hauptsächlich *Mitrula phalloides* (Bull), die mit ihrem im Wasser auf faulenden Blättern frei wachsenden und deshalb der Präparation leicht zugänglichen Mycel die für die Feststellung des Entwickelungsganges der Fruchtkörper geeignetste unter allen *Helvellineen* sein dürfte. Einige andere Formen sind im Anschluss an die gerade für die Frage der Hymeniumanlage wichtigen Stadien von *Mitrula* vergleichsweise herangezogen

I. Mitrula phalloides (Bull).

Das Material hierfür wurde im Mai des Jahres 1897 theils am Fusse des Rummelsberges, theils am Zobten gesammelt; Anfang September fand ich *Mitrula* noch einmal bei Jannowitz zahlreich auf den Nadeln faulender, im Wasser einer Waldquelle liegender Fichtenzweige. Bei genauerem Zusehen fanden sich auf dem Laube, dem die Fruchtkörper von den beiden ersten Fundstellen aufsassen, namentlich zwischen zwei aneinander haftenden Blättern, auch nur wenige Millimeter grosse, weissliche Fruchtkörperchen, an denen bei Besichtigung mit der Lupe die spätere längliche Keule erst als eine geringe, kopfförmige Anschwellung am oberen Ende bemerkbar war. Die mikroskopische Betrachtung eines solchen jungen Stadiums zeigte den, wie erwähnt, ziemlich gleich schmalen Fruchtkörper namentlich im oberen Theile von einer durch ihre Durchsichtigkeit sich abhebenden äusseren Hyphenhülle umschlossen, deren einzelne Zellen, so weit überhaupt ihre Konturen noch unterscheidbar waren, in eine schleimige Masse eingebettet lagen, die augenscheinlich durch vom Aussenrande nach innen fortschreitende Verquellung der peripherischen Hyphenschichten hervorgegangen war. Da das eingehendere Studium dieser den Fruchtkörper von *Mitrula*, ähnlich wie die Volva einen jungen Coprinus, umgebenden Hülle auf den kritischen Entwickelungsstufen eine sichere Aussicht auf Entscheidung der Frage nach der angio- oder gymnokarpen Entstehung des Hymeniums bei dieser *Helvellinee* zu gewähren schien, wurden alsbald die verschiedenen unter dem gesammelten Material vorhandenen Fruchtkörperstadien mit den oben angegebenen Flüssigkeiten fixirt.

Mit Rücksicht darauf, dass es hier zunächst mehr auf die gröberen Entwickelungsverhältnisse ankam, als auf subtile Kernstudien, wurde eine Färbung der Objekte in toto vorgenommen, und zwar mit conc. Ammoniakcarmin von Dr. G. Grübler in Leipzig, dessen Wirkung zunächst an einigen älteren Fruchtkörpern erprobt wurde. Dieselben kamen aus dem stärkeren Alkohol, in den sie nach dem Fixiren und Auswaschen successive übergeführt worden waren, in eine Quantität der genannten Farbstofflösung, verblieben darin einige Stunden und wurden dann in 90% Alk. übertragen, dem eine geringe Spur von Salzsäure zugesetzt war. Bei der fleischigen Consistenz der *Mitrula* fiel die Herstellung ununterbrochener Schnittserien nicht schwer.

Die Präparate gewährten ein brauchbares Orientirungsbild: Die ascogenen Hyphen, welche auf diesen Stadien bereits in einer der ganzen Oberfläche der Keule parallelen Schicht vorhanden waren, hatten sich stärker roth gefärbt als die fast plasmaleeren vegetativen Zellen und die den Aussenrand einnehmenden palissadenartig angeordneten Paraphysen.

Für die nun in Angriff genommenen jungen Fruchtkörper bot die Methode der Vorfärbung noch den Vortheil, dass auf diese Weise die Orientirung beim Schneiden der Objekte, die schon im natürlichen Zustande und noch viel mehr, wenn sie durch Fixirung und Härtung abgeblichen sind, sich in dem gleichgefärbten Paraffin nicht genügend deutlich abheben, wesentlich erleichtert war. Die Carminfärbung konnte da, wo sich nachträglich die Anwendung anderer Färbungen nöthig machte, durch längeren Aufenthalt der Schnittserien in (nicht über 1/10%) Salzsäure enthaltendem Alkohol wieder entfernt werden. Ebenso bewährt erwies sich eine Vorfärbung mit Eosin, wovon eine geringe Menge dem zum Härten der Objekte benutzten 90% und absoluten Alkohol zugesetzt wurde; dieser Farbstoff löst sich in schwachem Alkohol wieder leicht und schnell aus den Schnitten, was sich allerdings schon beim Aufkleben der Serien mit 50% Alkohol bemerklich macht. Die Empfänglichkeit der Schnitte für die späteren Doppelfärbungen zeigte sich nach dem Auswaschen des Eosins nicht im mindesten verändert.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, vegetirt das Mycel der *Mitrula phalloides* sehr häufig zwischen zwei Blättern, deren oberes dann von dem sich streckenden Fruchtkörper durchbrochen wird (Fig. 6). Die Reste des so zerstörten, ohnehin schon in Verwesung begriffenen Blattes werden bald durch das Wasser fortgespült, so dass man die grösseren Fruchtkörper immer nur noch einem Blatte aufsitzend findet. — Die langgestreckten vegetativen Hyphenglieder enthalten je zwei eine Strecke von einander entfernt liegende Zellkerne. An Stelle dieser Kerne findet man nicht selten Gruppen von etwa sieben dicht neben einander befindlichen Körnchen, welche vielleicht sehr reduzirte Karyokinesen darstellen. Den Scheidewänden sitzen stets beiderseits die bei *Ascomyceten* und *Basidiomyceten* allgemein verbreiteten knopfartigen Verdickungen auf, die in ihrem tinktionellen Verhalten mit Zellkernen übereinstimmen. — Benachbarte Hyphen erscheinen gar nicht selten H-förmig mit einander verbunden.

An diesem Mycel beginnt die Bildung der Fruchtkörper, deren Anfangsstadien ich nur wenige Male zu Gesicht bekommen habe, in der Weise, dass gleichzeitig von mehreren nahe bei einander liegenden Hyphen verschiedener Aeste, etwa in ihrer Mitte, seitliche Auszweigungen entstehen, die unter sich und mit den vegetativen Zellen völlig übereinstimmen. Dieselben wachsen auf einander zu und verschlingen sich, um durch rasche Theilungen ein rundliches Hyphenknäuel zu bilden. Derartige junge Fruchtanlagen findet man nun auch in den Schnittserien durch reichlich entwickelte Mycelstellen und erkennt dann, dass sie im Durchschnitt aus sechs bis neun Lagen weitlumiger, plasmaarmer Zellen sich aufbauen, die überhaupt in

allem den durch Querwände getheilten Hyphen gleichen. Erst etwas später, wenn sich in dem bisher gleichförmigen, sterilen Gebilde ein Gegensatz zwischen Basis und Scheitel auszubilden anfängt, treten abweichend gestaltete Elemente in ihm auf. Es finden sich dann (Fig. 1) unter den erstbeschriebenen Zellen, die inzwischen durch weitere Theilung kleiner geworden sind, stärker färbbare, mehr oder minder längliche, gruppenweise zusammen liegende Hyphen mit grossem, deutlichem Kern, der einen ansehnlichen Nucleolus und einen dünnen Chromatinfaden erkennen lässt (Fig. 2). Sie gleichen bis auf ihre geringere Ausdehnung in der Längsrichtung des Fruchtkörpers ganz den auf weit späteren Stadien (Fig. 8) unter dem Paraphysenlager vorzufindenden, ebenfalls stark tingirbaren und grosskernigen Hyphen, welche die Asci bilden: Wir haben in diesen Bestandtheilen der jungen Fruchtanlage thatsächlich, wie ihre Verfolgung im weiter wachsenden Fruchtkörper noch eingehender zeigen wird, die ersten fertilen oder ascogenen Hyphen vor uns. Ueber ihre Erkennung und Unterscheidung von den sterilen Hyphen sei auf das pag. 27 Gesagte verwiesen.

Die vegetativen Hyphen, welche im Gegensatz zu den stets verdickten Membranen der sterilen Theile älterer Fruchtkörper noch sehr zarte Zellwände besitzen, haben auf diesem Stadium bereits eine verschiedene Gestalt angenommen: Die an der Peripherie gelegenen sind lang gestreckt und umspannen gleichsam die Fruchtanlage in ihrer ganzen Ausdehnung; in den auf das schmalere Ende zu gerichteten Hyphen überwiegt ebenfalls der Längsdurchmesser. Das basale Gewebe besteht dagegen aus rundlichen bis polyedrischen, oft sehr regelmässig fünfeckigen Zellen; im mittleren Theile des kleinen Fruchtkörpers finden sich theils eckige, theils etwas längliche Elemente. Die zwischen den basalen Zellen sichtbaren Gewebelücken sind wahrscheinlich durch Auflösung einzelner Zellgruppen zu Gunsten der kräftigeren Ernährung der fertilen Hyphen entstanden (vergl. Nichols pag. 312). In ähnlichem Sinne werden wir später die Bildung der Höhlung in der Fruchtkeule auffassen.

Ein Vergleich dieses Stadiums mit den späteren, auf welchen die Längsstreckung eingetreten ist, zeigt, welche Veränderungen inzwischen vor sich gegangen sind und welche Theile der in Fig. 1 wiedergegebenen Anlage hauptsächlich von denselben betroffen wurden. Die ascogenen Hyphen sind durch Verlängerung der unter und zwischen ihnen liegenden, vorher mehr rundlichen Zellen in das obere Viertel des Fruchtkörpers gehoben; die über ihnen liegenden Hyphen haben sich weiter gestreckt und vermehrt, sie werden später zu den Paraphysen. Das übrige Gewebe hat sich in zwei Particen von Zellen geschieden, deren Unterschiede auch bis zur Reife des Fruchtkörpers erhalten bleiben: Die basalen, ungefähr das untere Viertel erfüllenden, unregelmässig rundlich-eckigen Zellen mit stark verdickten Wänden und meist nicht mehr nachweisbaren Kernen, und die den mittleren Haupttheil ausmachenden, langgezogenen, auf diesem Stadium noch dünnwandigen Stielzellen. Zwischen den obersten Stielzellen finden wir die

ascogenen Hyphen wieder, welche auch im Längsdurchmesser zugenommen, an Zahl sich aber nicht erheblich vermehrt haben, sie sind nur mehr auseinandergewichen; ihre Gestalt und Vertheilung ist auf diesem Stadium nicht wesentlich verschieden von der in Fig. 5 dargestellten.

Die den Rand der oberen Hälfte des jugendlichen Fruchtkörpers einnehmenden, dichter gestellten und mit deutlichen Kernen ausgestatteten Hyphen wachsen nun etwas schneller als die in der Mittellinie gelegenen, so dass sie über diesen am oberen Ende zusammenneigen und das Ganze dadurch eine nach oben verschmälerte Gestalt annimmt. Die äussersten, später über der Spitze des Fruchtkörpers völlig in einander greifenden Hyphen unterliegen in der Folge einem Verschleimungsprocess, dessen erste Anzeichen sich in einer stärkeren Granulirung ihres Inhaltes und in einem allmählichen Unkenntlichwerden der bisher deutlich sich abhebenden Membranen kundgeben. Es sind die sechs bis acht äusseren Hyphenlagen, welche in eine den Fruchtkörper namentlich in der oberen Hälfte umhüllende, aber auch noch um den ganzen Fuss nachweisbare Gallertscheide sich umbilden (Fig. 3).

Um eine deutlichere Abgrenzung zwischen dieser Hülle und dem an Masse bei weitem überwiegenden Centraltheil des Fruchtkörpers herzustellen, wurden specifische Gallert- (Schleim-) Färbemittel auf die Schnitte einwirken gelassen, zunächst Thionin in veilchenblauer Lösung, kurze Zeit bis mehrere Stunden. Das Thionin, welches übrigens auch die Kerne und knopfförmigen Membranverdickungen färbt, wirkt in der Weise, dass die äusserste Schicht der Hülle, in welcher die Vergallertung vollendet ist, stark blau gefärbt wird und sich als eine unterbrochene, flockige Linie, infolge ihrer durch vielfach anhaftende kleine Fremdkörper nicht ganz geradlinigen Begrenzung, von der übrigen hell bleibenden Gallertmasse abhebt (Fig. 3 u. 6). Diese Färbung ist daher nicht geeignet, um einen Einblick in die Struktur der Schleimscheide selbst zu gewähren. Auch Rosolsäure, in 5% Natriumcarbonatlösung angewandt, und Saffranin lieferten keine brauchbareren Resultate; vorzüglich tritt dagegen die Abgrenzung der Hülle und ihre Struktur hervor bei der Tinktion mit Fuchsin-Jodgrün, durch welches die um den oberen Theil des Stieles und den Kopf gehende Hülle schön himmelblau, die den Fuss umgebende röthlich-violett gefärbt wird. Die Abgrenzung der bläulichen, homogenen Gallertmasse gegenüber den Inselartig in ihr eingebettet liegenden, durch ihre Umwandlung die Gallert ergebenden und den nach dem Centrum des Fruchtkörpers zu liegenden Hyphen, welche letzteren beide roth gefärbt erscheinen, gewährt einen deutlichen Einblick in die Elemente, aus denen die Hülle sich aufbaut (Fig. 4). Die verschleimenden Hyphen sind unregelmässig gestaltet; am längsten erhalten sich bei dem ganzen Umwandlungsprocesse die Zellkerne, die sich häufig noch allein in der umgebenden Gallert finden oder, wie in dem äussersten, tinktionell sich etwas abweichend von der übrigen Schleimmasse verhaltenden Hyphenstrange, in grösserer Zahl, nach Auflösung der die zugehörigen Zelllumina trennenden Membranen, sichtbar sind.

Auch im Innern des jungen Fruchtkörpers sind inzwischen Veränderungen eingetreten. Die centralen Zellenreihen, welche bereits früher weniger dicht aneinander schlossen, beginnen zu schwinden, und so entsteht die erste Anlage der Stielhöhle. In derselben findet man auf Schnitten durch ältere Fruchtkörper bisweilen eine körnig-fädige Füllmasse; sonst tritt ein nachweisbares Umwandlungsprodukt dieser Hyphen nicht auf oder wird doch sofort von den umgebenden Theilen resorbirt.

Die obersten, zunächst unter der Hülle gelegenen, langen und schmalen Hyphen bilden einen kurzen Kegel mit breiter Grundfläche, dessen Spitze nach aussen gerichtet ist. An ihrem charakteristischen, Palissadenartigen Aussehen und der Septirung geben sie sich als die ersten Paraphysen zu erkennen. Zwei bis drei Reihen unter ihnen liegen in noch spärlicher Zahl die ascogenen Hyphen. Durch den Druck der weiter wachsenden Paraphysen wird nunmehr die Hülle in ihrem oberen, mittleren Theile, wo sie schon vorher am schwächsten entwickelt war, gesprengt, und die Paraphysen ragen büschelförmig über die Oberfläche des jungen Fruchtkörpers hervor (Fig. 5). Bald breiten sie sich durch Nachwachsen der zunächst unter ihnen liegenden Hyphen, welche sich ebenfalls als Paraphysen zwischen die ersten einschieben, zu einer gewölbt-scheibenförmigen Endigung des Fruchtkörpers aus (Fig. 6); zu beiden Seiten der jungen Fruchtscheibe ist deutlich die ehemals den ganzen Kopf umhüllende schleimige Hülle sichtbar, die man an Fruchtkörpern auf diesem Stadium schon bei Betrachtung mit der Lupe als einen kragenartigen Wall um die terminale, kurz-keulige Anschwellung wahrnehmen kann. Die ascogenen Hyphen (Fig. 7) haben sich inzwischen ausgiebig verzweigt, sie nehmen jetzt eine von den Aussenrändern des Kopfes allseitig ungefähr gleich weit entfernte Partie ein. Ihre rasch eingetretene Vermehrung bringt eine Abnahme im Umfang der Hyphen und in der Grösse der Kerne mit sich, die daher in Fig. 7 nur etwa von den doppelten Dimensionen erscheinen wie in dem vorangehenden Stadium (Fig. 5), welches doch bei dem sechsten Theil der Vergrösserung von 7 gezeichnet ist. Die Kerntheilung erfolgt dabei schneller, als die Membranbildung mit ihr gleichen Schritt halten kann, so dass meist mehrere Kerne in einer Hyphe liegen. Ein Ersatz für diese rapide Vermehrung und gewissermassen eine Restitution der Kerne auf das für die der Sporenbildung vorausgehenden Theilungen erforderliche Quantum von chromatischer Substanz wird durch die vor der Bildung des primären Ascuskernes eintretenden Kernverschmelzungen erreicht.

Die jetzt erst flach gewölbte Fruchtscheibe thürmt sich weiter eiförmig empor, wobei die oberen Stielzellen die über ihnen liegenden ascogenen Hyphen derartig vor sich her drängen, dass dieselben in einer dem peripherischen Paraphysenlager parallelen, kappenförmigen Schicht sich anordnen. Dieses Stadium ist wohl dasselbe, welches bisher für das jüngste, überhaupt ascogene Hyphen enthaltende angesprochen wurde. Auf die Dauer vermögen sich jedoch die sterilen Hyphen nicht an dem noch weiter fortschreitenden Wachsthum des Hymeniums zu betheiligen; ihre Reihen lichten

sich, und einzelne Hohlräume treten zwischen ihnen auf (Fig. 8). Während sich nun Paraphysen und ascogene Hyphen weiter verzweigen und dadurch die Fruchtscheibe immer mehr an Ausdehnung gewinnt, schwinden allmählich die im Inneren der jungen Keule gelegenen Zellen; ihr Inhalt wird augenscheinlich von dem weiter wachsenden Hymenium resorbirt und kommt diesem als Nährstoff zu gute. Im ausgebildeten Zustande findet man nur noch ein das hohle Innere der Keule durchsetzendes Balkensystem von Membranresten. Jetzt beginnt auch, wie bei allen *Discomyceten,* die Fructification, indem die Zweige der unter den Paraphysen sich hinziehenden ascogenen Hyphen zwischen diese hineinwachsen und nach dreimaliger Theilung ihres Kernes die Ascosporen bilden. Für die Untersuchung der dabei stattfindenden feineren Vorgänge und besonders des Kernverhaltens ist *Mitrula* wegen der geringen Grösse ihrer histologischen Elemente kein günstiges Object. Ich habe diese Verhältnisse dafür eingehend weiter unten bei *Helvella Infula* beschrieben.

Von den geschilderten Erscheinungen der Fruchtkörperentwickelung von *Mitrula phalloides* sei als besonders wichtig nochmals hervorgehoben, dass die ascogenen Hyphen auch hier vor den Paraphysen da sind und nicht etwa aus denselben Hyphen entstehen wie diese, was der von de Bary erkannten, principiellen Scheidung beider Systeme in der Ascusfrucht widersprochen haben würde. Nachdem aber einmal fertile Hyphen aufgetreten sind, gehen alle ferneren nur aus deren Verzweigung hervor, wie die oben geschilderten Verhältnisse der Vermehrung dieser Hyphen ganz bestimmt darthun. Für die Annahme einer auch noch später, etwa in dem bereits gestreckten Fruchtkörper vor sich gehenden Umwandlung steriler Zellen in fertile liegt hiernach gar kein Grund und auch keine thatsächliche Beobachtung vor. Uebrigens lässt sich auch in dem Fig. 1 abgebildeten Stadium der Ursprung der fertilen Hyphen durch weitere Verfolgung in den Schnittserien auf einzelne Punkte zurückführen, an denen ihre Differenzirung begonnen hat.

Auf dem in Fig. 6 abgebildeten Stadium gleicht der Fruchtkörper ganz einer *Pezizinee,* etwa einem gleichweit entwickelten *Ascobolus,* wenn wir von zwei Eigenthümlichkeiten bei *Mitrula* absehen: Einmal den zwischen Basalgewebe und Hymenium eingeschobenen, langgestreckten Zellen und zweitens der abweichenden Struktur der Hülle. Die Aehnlichkeit ist deutlich ausgesprochen in der kaum gewölbten Paraphysenschicht, die nur noch seitlich von der Hülle umgeben ist (Peritheeium des *Ascobolus*) und unter der die ascogenen Hyphen gelagert sind, sowie in dem basalen Theil, der mit seinen unregelmässigen, weitlumigen Zellen die allergrösste Aehnlichkeit mit dem Hypotheeium des *Ascobolus* aufweist.

Was zunächst das Auftreten des langen Stieles anlangt, so ist derselbe zwar schon deshalb nöthig, um die Fruchtkeule zwischen den Blättern hervorzuheben und so zu erfolgreicher Ausstreuung der Sporen gelangen zu lassen; von weit allgemeinerer Bedeutung in der ganzen Gruppe der *Helvellineen* ist aber für die Erklärung der Stielbildung ein Moment, welches

wir gerade als unterscheidendes Merkmal aller dieser Formen gegenüber den *Pezizineen* hervorheben müssen: Das stärkere und dadurch über die Schüsselform der *Pezizen* hinausgehende Flächenwachsthum des Hymeniums. Dasselbe äussert sich naturgemäss in einem Uebergreifen der Fruchtscheibe nach abwärts, wobei ihr gewissermassen ein Halt, eine Stütze geboten wird durch eine starke Entwickelung des Hypotheciums, die sich eben in einer Verlängerung des letzteren ausspricht und so zur Stielbildung führt [1]). Die eine Erscheinung steht in nothwendigem Zusammenhange mit der anderen.

Die schleimige Beschaffenheit der Hülle wäre vielleicht mit den Entstehungsbedingungen der Fruchtkörper im Wasser in Beziehung zu bringen, indem hier nicht die Anforderungen an Schutz und an Widerstandsfähigkeit gestellt werden, wie bei unter der Erde angelegten Ascusfrüchten.

Wenn es bei unserer *Helvellinee* nach dem Durchbruch des Hymeniums nicht auch zu der halbkugeligen und später herabgeschlagenen Ausbildung des Hutes wie bei den ihr nächst verwandten *Helvella*-Arten (vergl. Abschnitt III) kommt, so liegt der Grund hierfür offenbar in der Desorganisation und daraus resultirenden Unfähigkeit der Hülle zu weiterer Ausbreitung; statt eine selber wachsthumsfähige Unterlage für das sich ausdehnende Hymenium zu bieten, wird sie vielmehr von diesem am Stiele herabgedrängt. — Nach diesen Erwägungen bedarf es wohl keiner nochmaligen Hervorhebung, dass wir es in *Mitrula phalloides* sicher mit einer angiokarpen (oder genauer nur anfangs angiokarpen, also hemiangiokarpen) Form zu thun haben, deren Perithecium von demjenigen der nächstverwandten *Discomyceten* nur insofern abweicht, als dies durch die eigenthümliche Lebensweise dieser Art bedingt wird [2]).

In ihrem ganzen Entwickelungsgange zeigt *Mitrula phalloides* manche bemerkenswerthen Anklänge an *Baeomyces roseus* Pers. Auch bei dieser Form sind nach Krabbe (pag. 89—94) in sehr jungen, kugeligen Apothecienanlagen zwei getrennte, anatomisch unterscheidbare Fasersysteme nicht vorhanden; die ascogenen Hyphen differenziren sich ganz wie bei *Mitrula*

[1]) Nach einer vielfach geäusserten Anschauung soll der Stiel oder „fleischige Träger" der *Helvellineen* ein Stroma sein. Dass dies für *Mitrula* nicht zutrifft, beweist ihre oben beschriebene Entwickelung, wonach der Fruchtkörper ein einheitliches Gebilde ist, in dem sich schon fertile Elemente vorfinden, ehe der Stiel, das angebliche „Stroma", vorhanden ist. Zudem überzieht eine einheitliche Hülle den Kopf und oberen Stiel. — Gründe für die Auffassung des Stieles als Stroma sind mir an sich um so weniger ersichtlich, als der Stiel einfacher gebauter *Helvella*-Arten offenbar dem der gestielten *Pezizen* völlig homolog ist und der letztere wieder, wie eine ganze Reihe von Zwischenstufen lehrt, durch allmählige Zusammenziehung des Grundes der Fruchtscheiben ungestielter Formen entstanden ist.

[2]) Der neuerdings von Bucholtz betonte Vergleich der *Tuberaceen* mit den *Helvellaceen* ist schon hiernach als nicht zutreffend zu beurtheilen. Von vornherein konnte ein solcher Vergleich sich nur auf die ersten Bildungsstadien beziehen, da sich in der ferneren Entwickelung beider Gruppen der fundamentale Unterschied geltend macht, dass die einen angiokarp werden, die anderen gymnokarp bleiben sollten.

ohne besonderes Initialorgan frühzeitig aus dem anfänglich homogenen Gewebe heraus. Die Paraphysen treten bei *Baeomyces* allerdings schon in der ungestreckten Fruchtanlage auf, was damit in Zusammenhang zu bringen sein dürfte, dass hier die umgebenden Thallustheile die Funktion der Hülle übernehmen. — Nach der Art der Entwickelung steht *Baeomyces* den *Geoglossaceen* viel näher wie den in dieser Hinsicht ganz anders sich verhaltenden *Sphyridium*-Arten.

II. Leotia gelatinosa Hill.

Die gallertige Beschaffenheit des Peritheciums bei *Mitrula* legte den Gedanken nahe, entsprechende Entwickelungsstadien auch bei *Leotia* aufzusuchen, deren Fruchtkörper ja eine ganz hervorragende Neigung zur Vergallertung zeigt, so dass man nicht bloss, bei der oben dargethanen engen Verwandtschaft zwischen den *Helvellineen*, erwarten konnte, hier ebenfalls das Hymenium, entgegen der bisherigen Annahme, zur Zeit seiner Entstehung umhüllt zu finden, sondern geradezu auch eine ähnliche Struktur dieser Hülle vermuthen durfte. In der That liegen bei *Leotia* die Verhältnisse bezüglich der Hüllbildung ganz ähnlich wie bei *Mitrula*.

Allerdings ist es ungleich schwieriger, von *Leotia* junge Entwickelungsstadien zu finden, wie bei *Mitrula*, wo man die kleinen Fruchtkörper von den schon in der Natur im Wasser liegenden Blättern auch wieder im Wasser abpräpariren resp. mit kleinen Stücken dieses für das Schneiden sehr geeigneten Substrates abtrennen kann. *Leotia* wächst dagegen gewöhnlich auf blosser Erde; die jüngsten Pilzchen, welche man an solchen Stellen findet, zeigen immer schon im Wesentlichen dieselben Verhältnisse von Hut und Stiel, wie die ausgewachsenen Exemplare. Nicht selten findet sich jedoch der Pilz auch auf Waldboden, der dicht mit abgefallenen Fichtennadeln bedeckt ist, und dann greift das Mycel gelegentlich auch auf die untersten Nadeln über und bildet an ihnen ansitzende Fruchtkörper, die sich in ähnlicher Weise wie bei *Mitrula* verarbeiten lassen.

Das Hymenium ist bei *Leotia* noch zu einer Zeit vollkommen umhüllt, wo es sich bereits halbkugelig ausgebreitet hat, etwa so weit wie in dem durch Fig. 6 dargestellten Stadium von *Mitrula*. Die Fruchtanlage ist jetzt noch ungestielt, rundlich oder eiförmig [1]). In der Struktur der Gallert macht sich ein Unterschied gegen *Mitrula* insofern geltend, als bei *Leotia* die verschleimenden Hyphen nicht bloss in der Längsrichtung um den oberen Theil des Fruchtkörpers verlaufen, sondern wirr durcheinander gewunden sind: Zwischen den peripherisch sich hinziehenden Schlauchresten finden sich schief nach der Oberfläche zu gehende u. s. w. Im Ganzen ist die Hülle nicht unbedeutend breiter wie bei *Mitrula*. In alledem darf man wohl

[1]) Durch das bereits vorhandene Paraphysenlager gleichen diese Fruchtanlagen denen von *Baeomyces roseus* (s. o.), dem auch die ausgebildetere *Leotia* nicht unähnlich ist, noch mehr wie die gleich grossen Stadien von *Mitrula*.

einen Ausdruck für das erhöhte Schutzbedürfniss eines den Einwirkungen der Luft, des Staubes etc. ausgesetzten Fruchtkörpers sehen.

Figur 9 stellt einen jungen Fruchtkörper von *Leotia gelatinosa* dar, bei dem das sich ausdehnende Hymenium die Hülle in ähnlicher Weise, nur nicht so regelmässig, zur Seite gedrängt hat, wie bei *Mitrula*. Entsprechend der, wie erwähnt, etwas längeren Dauer der Umhüllung zeigen die fertilen Hyphen in Fig. 9 bereits eine ähnliche Anordnung, wie sie bei *Mitrula* erst später (Fig. 8) auftritt [1]). Es kommt bei *Leotia* überhaupt nicht zu einer abwärts gerichteten Ausbreitung des Hymeniums am Stiele entlang: Die Endigung des Fruchtkörpers wird nicht „keulen-", sondern „kopfförmig". Der Grund zu dieser abweichenden Ausbildung scheint darin zu liegen, dass eine den jungen Hut am unteren Rande umgebende Zone von paraphysenartig angeordneten Hyphen steril bleibt und dem Weiterauswachsen der Fruchtschicht einen stärkeren Widerstand entgegensetzt, wie die weichliche Hülle der *Mitrula*, die leicht bei Seite gedrängt wird. Das auch hier durch ähnliche Ursachen wie bei *Mitrula* hervorgerufene intensive Flächenwachsthum des Hymeniums spricht sich dafür in einer Wellung und Faltung der Oberseite des Kopfes aus, der dadurch entfernt dem Hute einer kleinen *Gyromitra* ähnelt; der in populären Pilzbüchern anzutreffende Name „schlüpfrige Käppchenlorchel" für unsere Form ist daher, so gekünstelt er klingt, nicht ganz unzutreffend.

Die Gallerthülle, die in ihrer Hauptmasse zur Seite gedrängt wird, in schwachen Resten aber noch über den Paraphysen liegen bleibt, schwindet bald vollkommen, wohl durch Vertrocknen an der Luft.

Das abgebildete Exemplar zeigt an der einen Seite eine deutlich gesonderte Hymeniumpartie, deren Hülle auch getrennt von der des Haupthutes abgestreift ist. Wenngleich eine solche Bildung, wie man sie ähnlich auch bei manchen anderen *Helvellineen* beobachtet, mit dem ausgedehnten Flächenwachsthum dieser Formen in Zusammenhang gebracht werden kann, so spricht doch namentlich der zu beiden Seiten dieser fertilen Schicht vorhandene Hyphenkomplex für ihre Deutung als selbständige Fruchtanlage. Dadurch könnte man auf die oben zurückgewiesene Auffassung des Stieles als eines Stromas verfallen. Die Irrigkeit dieser Ansicht für *Leotia* geht aber, abgesehen von den erwähnten ungestielten und schon das Hymenium enthaltenden jungen Stadien derselben, noch daraus deutlich hervor, dass weiter ausgebildeten Fruchtkörpern seitlich ansitzende kleinere Fruchtscheiben stets auch deutlich gestielt sind; es gehört also zu jeder Fruchtscheibe ein eigener Stiel, und umgekehrt: Der Stiel trägt immer nur eine Fruchtscheibe (wenigstens auf fortgeschrittenen Stadien), nicht mehrere oder zahlreiche, wie wir das erwarten müssten, wenn wir den Stiel einer Helvellinee dem Stroma von *Nectria* oder einer anderen *Hypocreacee* gleich setzen wollten.

---

[1]) Auch bei *Leotia* sind also die fertilen Hyphen bereits in so jungen Fruchtkörpern vorhanden, wie sie mit blossem Auge eben noch aufzufinden sind.

Das ganze Innere des Fruchtkörpers zeigt schon frühzeitig Verschleimungserscheinungen, so dass die Schnitte ein eigenthümliches Bild gewähren: Um zahlreiche Kerne ziehen sich undeutliche Hyphenkonturen, die sich allmählich immer mehr in Gallert auflösen.

Das weitere Wachsthum betrifft alle Theile des Fruchtkörpers ziemlich gleichmässig; auch die sterile Partie am Grunde des Hymeniums vergrössert sich noch und fällt an der Unterseite des Hutes älterer Pilze beim ersten Anblick auf. — In Jannowitz, wo ich *Leotia* sehr verbreitet in Fichten- und Buchenwäldern fand, habe ich einige Messungen über den Zuwachs an jüngeren und älteren Fruchtkörpern vorgenommen. Derselbe beträgt unter günstigen äusseren Bedingungen (regnerisches, nicht zu kühles Wetter) innerhalb drei Tagen bei 1 cm grossen Exemplaren 0,3 cm, bei grösseren (2,5 bis 3,5 cm) im Mittel 1 cm. Dabei tritt die ausgeprägte Wellung der Fruchtschicht bisweilen nicht erst an den reiferen Hüten, sondern schon an kaum 1 cm hohen Fruchtkörpern sehr deutlich hervor; in der Regel besitzen allerdings so kleine Pilzchen einen fast glatten Hut und gleichen so in der Gestalt durchaus einem ausgewachsenen *Baeomyces roseus.*

III. Helvella und Gyromitra.

Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der *Helvellaceen* im engeren Sinne, zu denen die einheimischen Gattungen *Helvella, Gyromitra, Verpa* und *Morchella* gehören, stösst auf erhebliche Schwierigkeiten. Es liegt das an der Schwerzugänglichkeit der frühen Jugendzustände dieser Formen, welche zweifellos im Erdboden angelegt werden [1]). Eine Verfolgung des Mycels im Boden auf weitere Strecken hin, wo man andere Fruchtkörperanlagen vermuthen könnte, ist, wie ich mich bei *Gyromitra esculenta* überzeugen musste, völlig unmöglich; das schneeweisse, flockige Hyphengeflecht wird infolge seiner Zartheit bei jedem Versuche, es von der viel resistenteren Walderde zu trennen, in seinem Zusammenhange zerstört. Einen Anhaltspunkt für das Aufsuchen der fraglichen jungen Stadien in der Erde könnte allerdings die Bildung der sogen. Hexenringe geben, welche sich bei Morcheln ebenso vorfinden sollen, wie sie von gewissen *Basidiomyceten,* z. B. dem Fliegenpilz, allgemein bekannt sind. Ich habe jedoch diese Erscheinung unter den zahlreichen Vorkommen, welche mir von der bei uns gemeinhin als „Morchel“ bezeichneten *Gyromitra esculenta* zugänglich waren (Wälder um Oels, bei Landsberg Kr. Kreuzburg, bei Obernigk) nie irgendwie deutlich ausgeprägt gefunden; immer standen die

[1]) Die Kultur der *Helvellaceen* auf künstlichem Nährboden ist bis jetzt nicht gelungen, auch die Anlage von Morchelbeeten hat bisher wohl keinen nennenswerthen Erfolg gehabt. Nach den Mittheilungen des Baron d'Yvoire (in den Schriften der Société nationale d'Acclimatation) sollen sich die Morcheln besonders gern auf Gartenplätzen, die mit Artischocken bepflanzt sind, ansiedeln. Er hat Versuche in dieser Richtung angestellt und giebt auch Rathschläge zur Herrichtung künstlicher Morchelbeete.

Exemplare einzeln oder doch so weit entfernt und unregelmässig verteilt, dass an einen gemeinsamen Ursprung derselben aus einem Mycel nicht zu denken war. Nur einmal, in den Bleibergen bei Jannowitz, fand ich sieben Individuen von *Helvella lacunosa* in einem Halbkreis angeordnet, doch waren alle in ihrer Ausbildung schon weit fortgeschritten und die von dem Mycel produzirten Anlagen hier offenbar gleichzeitig zur Entwickelung gelangt. — Eine andere Wachsthumseigenthümlichkeit der Lorcheln, bei deren Beachtung man junge Fruchtkörper aufzufinden erwarten könnte, äussert sich darin, dass häufig ein oder mehrere Fruchtkörper in der nächsten Umgebung eines anderen entspringen, um dann gelegentlich mit Stiel und Hut mit dem ersten zu verwachsen. Dennoch liessen sich auch an einzeln stehenden Fruchtkörpern oder in der Nähe von solchen keine neuen Anlagen nachweisen [1]). Am geeignetsten für diese Untersuchungen ist noch ein leichter, sandiger Boden, wie er sich namentlich an einer Stelle fand; dort konnte man die Lorcheln mit dem anhaftenden Mycelium direkt aus dem Sande hervorheben. Durch vorsichtiges, länger andauerndes Abspülen mit Wasser nach vorangegangener Fixirung der ganzen Masse mit Sublimat liess sich der nicht zu fest anhaftende Theil des Sandes entfernen. Dem auf diese Weise erhaltenen vegetativen Hyphengeflecht anhängende junge Fruchtkörper, wie man sie beispielsweise bei *Phallus,* dessen Mycel freilich derber, strangartig entwickelt ist, auch bei Trüffeln am Mycel finden kann, gelangten auch so nicht zur Beobachtung; es zeigten sich zwar gelegentlich abweichend gestaltete Hyphenbündel, ob aber in diesen Anfänge von Fruchtkörpern zu sehen wären, musste bei dem Mangel verbindender Entwickelungsstadien dahingestellt bleiben. An älteren Fruchtkörpern ist das Mycel meist völlig resorbirt, sie stecken einfach mit dem Stiel im Boden.

Wenn mir infolge dieser Schwierigkeiten die Klarlegung des Entwickelungsganges der echten *Helvellaceen* von den ersten Bildungsstadien an nicht gelungen ist, so möchte ich dafür hier einige Beobachtungen über die Entstehung des eigenthümlich gelappten Lorchelhutes aus der einfachen Scheibenform der *Pezizen* wiedergeben. Diese Erörterungen stehen mit dem Inhalt der beiden ersten Abschnitte insofern in Zusammenhang, als wir sehen werden, dass auch unzweifelhafte *Helvellen* auf frühen Stadien die Gestalt eines Becherpilzes haben, wie das ähnlich oben besonders für *Mitrula phalloides* gezeigt wurde, dass an solche einfache, zwischen *Pezizen*

[1]) In diesem Frühjahr habe ich mich an einem reichhaltigen, namentlich in den oberschlesischen Waldungen gesammelten Material von *Gyromitra esculenta* überzeugen können, dass die Bildung von Zwillingen und Drillingen etc. thatsächlich auf eine ganz andere als die oben angegebene (und wohl allgemein angenommene) Art geschieht, nämlich durch Theilung eines einzeln aus dem Boden hervorgekommenen Individuums in mehrere. Es wäre danach also im allgemeinen ein vergebliches Bemühen, gerade in der unmittelbaren Umgebung eines Pilzes nach jungen Anlagen in der Erde suchen zu wollen. — Ich gedenke die erwähnten Entwickelungsverhältnisse demnächst an anderer Stelle zu veröffentlichen.

und *Helvellen* vermittelnde Arten auch die komplizirteren Hüte der grossen Lorcheln sich stufenweise anreihen lassen, und dass es ein einheitliches, auch bei der Entstehung der Fruchtkeule von *Mitrula* nnd des Kopfes von *Leotia* wirksames Princip ist, welches im Extrem zu der Ausbildung der fast bizarren Formen der Lorcheln führt.

In der Umgegend von Jannowitz fand ich im Herbst des vorigen Jahres vier Arten der Gattung *Helvella,* deren Hutformen eine von einfacher zu komplizirter Gestaltung fortschreitende Ausbildung des fruchttragenden Theiles erkennen liessen: *Helvella Ephippium*[1]*),* *H. elastica*, *H. lacunosa* und *H. Infula.* Bei *H. Ephippium* ist der Hut junger Individuen regulär gewölbt, schüsselförmig gestaltet, später wird er sattelförmig, um sich endlich gleichmässig zweilappig herabzuschlagen; zwischen den beiden abwärts gerichteten Theilen der Fruchtschicht ragen zwei Zipfel hornartig empor. Fragen wir nach der Ursache dieser Veränderungen, so zeigt die Untersuchung der schüsselförmigen Fruchtschicht, dass hier unter den Paraphysen eine noch weiterer, ausgiebiger Entwickelung fähige Schicht von ascogenen Hyphen liegt; indem diese sich vermehren und schliesslich zwischen die Paraphysen hineinwachsen, wird eine Ausbreitung des Hymeniums bewirkt, an welcher die grossblasigen, inhaltsleeren Zellen am Grunde desselben (das Hypothecium) weniger theilzunehmen vermögen; die Oberfläche wird sich infolgedessen herabzubiegen beginnen[2]) und dann sattelähnlich werden; bei weiterer Flächenzunahme schlägt sich die beiderseitige Einbuchtung zwischen den spitz werdenden Zipfeln lappig herab (in dieser Form kennt man *H. atra* und einige andere Arten). Während bei dieser Art die Vergrösserung der Fruchtscheibe mit einer fast mathematischen Regelmässigkeit vor sich geht, sind bei *H. elastica* die beiden Lappen schon nicht ganz gleich, der eine etwas mehr aufgeblasen als der andere; gelegentlich finden sich von dieser Form auch dreilappige Exemplare. Von diesem Verhalten ist zu der unregelmässig zwei- bis dreilappigen *H. lacunosa* nur ein Schritt. Infolge der starken flächenhaften Ausdehnung wird die Fruchtschicht bei dieser Form immer dünner, gebrechlicher und schwankender; daraus ergiebt sich für sie die

---

[1]) Die im Folgenden beschriebenen, gerade für das Verständniss des Lorchelhutes bedeutungsvollen Entwickelungsformen waren für diese Art bisher nicht bekannt (in dieser Mannigfaltigkeit wohl überhaupt für keine *Helvella*); vielmehr beschrieb man von ihr nur ein flach verbogenes und das sattelförmige Stadium. Meine Form weicht ausser der bedeutenderen Grösse im ausgebildeten Zustande auch in der Beschaffenheit des Flaumes von *H. Ephippium* ab; Rehm fand jedoch die ihm eingesandten Originalexemplare im übrigen zu der *H. Ephippium* der Rabenhorst'schen *Exsiccaten* recht gut passend. Ich schliesse mich daher ganz seiner Ansicht an, dass meine Art eine durch günstige Vegetationsbedingungen geförderte *H. Ephippium* sei (vgl. hierüber auch den Jahresbericht der schles. Ges. für vaterl. Kultur, 1897).

[2]) In welcher Weise dies aus rein mechanischen Gründen geschehen muss, kann man sich ganz gut an einfachen Papiermodellen veranschaulichen, an denen man die Oberflächenvergrösserung durch eingeschaltete Sektoren herstellt; hierdurch entstehen thatsächlich die verschiedenen Formen des Hutes von *H. Ephippium*.

Nothwendigkeit, einen Anhalt, eine Stütze zu gewinnen, um nicht von heftigeren Einwirkungen der Aussenwelt allzusehr mitgenommen zu werden, ehe sie zur Sporenbildung gelangt ist: Dieses Ziel wird erreicht durch Verwachsung der Ränder der Hutlappen unter einander und mit dem Stiele; durch die reichliche Bildung von Buchten und Rippen an dem letzteren werden dem Hute mehr Anheftungspunkte geboten. — Der *H. lacunosa* schliesst sich dann unmittelbar der nur ganz monströs aufgeblasene, zwei- bis vierzipfelige Hut von *H. Infula* („Bischofsmütze") an. Bei den letztgenannten zwei Formen führt das gesteigerte Flächenwachsthum auch zu einer leichten Wellung der einzelnen Hutzipfel, ein Merkmal, welches manche Systematiker veranlasst hat, *H. Infula* schon zur Gattung *Gyromitra* zu rechnen [1]). Und so werden wir denn durch diese stufenweise Komplikation übergeleitet zu der auf den ersten Blick ganz unverständlichen Gestalt der *Gyromitra esculenta*, deren rundlicher Hut keine deutliche Zipfelung mehr erkennen lässt; im übrigen ist bei jungen, nur einen Centimeter breiten Individuen, die eben erst aus der Erde hervorragen, der Hut stets frei vom Stiele und noch fast völlig glatt. Auch reifere Exemplare zeigen noch deutlich auf Längsschnitten die Entstehung der grossen Hüte durch weiteres lappiges Herabschlagen dieser anfänglichen Form.

Bei den vorstehend genannten Arten, mit Ausnahme der *Helvella Ephippium* und annähernd ähnlich noch bei *H. elastica* nach meinen Beobachtungen, findet man auch die jüngsten Exemplare nicht mehr scheibenförmig [2]), sondern bereits gezipfelt. Aber eben diese Zipfelung, die, wie wir bei *H. Ephippium* sahen und auch an den Papiermodellen nachweisen konnten, durch einseitige Vergrösserung der Oberfläche eines schüsselartigen Gebildes entsteht, lässt sich nur verstehen, wenn wir auch bei diesen Formen ein *Peziten*ähnliches früheres Stadium der Fruchtscheibe postuliren, ja sie zwingt uns geradezu zu der Annahme, dass auch die fast abenteuerlichen Gestalten etwa von *H. Infula* sich aus solchen einfachen, freilich sehr bald überschrittenen Scheibenformen entwickelt haben möchten.

Wie eine Vergrösserung der Oberfläche bei allen thierischen und pflanzlichen Organen eine erhöhte Leistungsfähigkeit derselben bedingt, so erfüllt auch das weiter ausgebreitete Hymenium der *Helvellen* seine Funktion, die Erzeugung der Sporen, in vollkommenerem Masse, als das bei den einfacher gestalteten *Discomyceten* der Fall ist. Es steht diese Erscheinung offenbar im Zusammenhang mit der kurzen Vegetationszeit vieler *Helvellineen,* und es ist in dieser Hinsicht auffallend genug, dass gerade Formen wie *Gyromitra esculenta*, die nur während weniger Wochen im zeitigen Frühjahr auftritt,

---

1) Meine Exemplare zeigten diese Wellung sogar bei *H. lacunosa* viel ausgeprägter wie bei *H. Infula*.

2) Nach Rehm, *Discomyceten*, ist auch bei *H. lacunosa* der Hut ursprünglich schüsselförmig. Hierauf, sowie auf die deutliche Ausprägung der Faltung der Fruchtschicht dürften Ernährungsbedingungen (Bodenbeschaffenheit, Feuchtigkeit) Einfluss ausüben.

eine besonders ausgeprägte, an die Gyrificationen des Hirnes erinnernde Windung und Faltung der Sporenproduzirenden Oberfläche der Fruchtscheibe aufweisen. Dazu kommt, dass die Sporen dieser Art sehr leicht, wie ich feststellen konnte, bereits auf dem Fruchtkörper Keimschläuche treiben, die sich verzweigend und verflechtend Mycelien hervorbringen, welche dann später wieder zu neuer Fruchtkörperbildung schreiten mögen — freilich nur unter gewissen, noch unbekannten Bedingungen, denn man findet an Stellen, an denen im vergangenen Jahre die Lorcheln ungestört wuchsen, sehr häufig keine Spur mehr von ihnen, während sie da, wo sie sich einmal in grösserer Individuenzahl eingebürgert haben, auch dauernd von Jahr zu Jahr wiederkehren, indem sie sich hier schon durch das im Boden perennirende Mycel von einer Vegetationsperiode zur andern erhalten.

Der Entwickelungsgang von *Helvella Ephippium* giebt uns einen Fingerzeig für die Beurtheilung ihrer Verwandtschaft mit den gestielten *Pezizen*, speziell der *Peziza (Macropodia) macropus*, mit der ihre Jugendform sogar in manchen Details übereinstimmt. Eigenthümlicherweise zeigt auch *Peziza macropus* an ausgewachsenen Exemplaren, wie ich solche im Skarsiner Buchenwalde fand, eine Vergrösserung der Fruchtscheibe bis zu geringer Herabsenkung ihrer Ränder, wobei dann allerdings die Scheibe nicht so allseitig nachzugeben vermag wie bei *Helvella*, sondern an einer Stelle einreisst; bisweilen biegt sich auch bei dieser Form der Becherrand zipfelartig nach aufwärts, ähnlich wie bei der kaum gestielten Gattung *Otidea*. — Auf manche Uebereinstimmungen zwischen *Helvella* und *Macropodia* war man bereits aufmerksam geworden (vgl. Rehm, *Discomyceten*, pag. 1179); indessen hielt man beide Gattungen durch die abweichende Entstehung des Hymeniums für wesentlich verschieden. Die oben mitgetheilten Thatsachen über die angiokarpe Bildung der Fruchtschicht bei *Mitrula phalloides* lassen auch den Vergleich von *Helvella* mit *Peziza* in neuem Lichte erscheinen. Es ist wohl nur eine Frage der Zeit, dass wenigstens bei den einfacheren *Helvellen* noch jüngere Stadien gefunden werden, auf denen die Fruchtscheibe so kugelig zusammenschliesst, wie das ihre oben beschriebene Schüsselform, nach allen Analogiegründen, unbedingt voraussetzt. Bei der völligen Uebereinstimmung in den Existenzbedingungen der *Pezizen*- und *Helvella*-Arten ist es wohl verständlich, dass auch ihre Hülle gleich beschaffen ist, und deren kräftigere Ausbildung (im Gegensatz zu *Mitrula*, vgl. pag. 36) bedingt eben das Auswachsen zur Schüsselform, die bei den Lorcheln noch überschritten wird und sich zu ihren mannigfach gestalteten Hüten und Mützen in kontinuirlicher Stufenfolge komplizirt.

Die stattlichen Asci der *Helvellaceen* bieten ein günstiges Objekt für Studien über das Kernverhalten bei der Sporenbildung. Ich habe diese Vorgänge eingehend bei *Helvella Infula* untersucht und die wesentlichen entsprechenden Stadien auch bei *Gyromitra esculenta* aufgefunden. Seltsamerweise gelangten Karyokinesen in den Ascis der *H. Infula* nicht zur Beobachtung,

während sie doch beispielsweise bei *Ascobolus* sehr leicht nachzuweisen sind (ich konnte mich an diesem Objekt bei Fixirung mit Sublimatessig und Färbung mit Fuchsin-Jodgrün von manchen der mamentlich von Harper jüngst angegebenen Einzelheiten der Kerntheilung, speciell dem Auftreten der Spindelfasern, der länglichen, grün färbbaren Chromosomen und der verschieden grossen, Nucleolenartigen Gebilde in der Höhlung des Mutterkernes überzeugen). Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei *Helvella Infula* die Vermehrung der Kerne ebenso auf karyokinetischem Wege erfolgt, und nur etwa den beim Einsammeln des Materials gerade herrschenden Witterungsverhältnissen dürfte es zuzuschreiben sein, wenn sich augenblicklich nicht viele Kerne in Theilung befanden.

Es kam mir bei diesem Studium der Kernverhältnisse vornehmlich auf zweierlei an: Einmal nach Kernverschmelzungen in den jungen Ascis zu suchen und sodann die Natur der Nucleolenähnlichen Körperchen aufzuklären, welche ich schon früher bei *Ascobolus* in den jungen, noch ungefärbten Sporen gesehen hatte und die sich auch gleich in den ersten Schnittserien durch das Hymenium von *Helvella Infula* vorfanden. Sie mögen der Kürze des Ausdruckes wegen mit dem vorläufigen Namen „Sporosomen“ bezeichnet werden.

Die unter dem Paraphysenlager und den in dasselbe emporwachsenden Ascis sich hinziehenden, vielfach gewundenen und kugelig angeschwollenen ascogenen Hyphen sind mit körnigem Plasma dicht erfüllt, zeigen aber nur hin und wieder einzelne deutliche Kerne und bisweilen den Sporosomen (s. u.) gleichende Körper. Dagegen findet man in den von diesen Hyphen aus aufwärts wachsenden jüngsten Ascis ganz konstant zwei Kerne (Fig. 10), neben jedem derselben liegt ein kleines, bei allen Färbungen sich wie ein Nucleolus verhaltendes Gebilde. Gross und deutlich sind an diesen Kernen die Nucleoli, während Chromatin nur in geringer Menge vorhanden ist und sich bei der Fuchsin-Jodgrün-Färbung als eine grüne Sprenkelung des Kerninnern zu erkennen giebt. Die Kernwand ist als scharfe Umgrenzungslinie sichtbar. Diese beiden Kerne wandern aufeinander zu, berühren sich, die trennende Kernmembran schwindet, und ihre beiden Nucleolen vereinigen sich (Fig. 11) zu einem ansehnlichen, von einer grossen und oft noch einer Anzahl kleinerer Vakuolen durchsetzten Nucleolus (Fig. 12). In dieser Kernverschmelzung einen Sexualakt zu sehen, scheint mir nicht hinreichend begründet. Vielmehr dürfte dieselbe mit der oben bei *Mitrula* erwähnten Erscheinung in Beziehung zu setzen sein, dass in Folge der reichlichen Verästelung und raschen Kerntheilung der ascogenen Hyphen den letzten Verzweigungen derselben relativ unbedeutende Kerne zukommen, welche die erneuten Theilungen im Ascus vielleicht nicht mehr durchmachen könnten, wenn nicht mehrere von ihnen sich vorher vereinigten. Die Zahl der kopulirenden Kerne beträgt nach meinen Erfahrungen immer nur zwei, was mit den Beobachtungen Raciborskis übereinstimmt. Während Fig. 13 zu der von Harper (II, Taf. XXVII, Fig. 3 u. 26) in der Hauptsache passt, habe ich solche

Stadien, wo vier Kerne in einer Zelle liegen sollen (Fig. 1 u. 2 der citirten Abbildungen), bei *Helvella Infula* nicht vorgefunden.

Um den so entstandenen „primären Ascuskern“ (Fig. 12) liegen eine Anzahl Nucleolen-artiger Gebilde von nicht ganz gleicher Grösse, die besonders deutlich bei der Eisenhämatoxylinmethode als runde schwarze Kugeln hervortreten; leider ist bei Anwendung dieser Färbung die Abgrenzung der Kerne weit schwerer zu erkennen, und das minimale Chromatin lässt sich mit Rubin S noch weniger sichtbar machen wie mit Jodgrün. Die kleineren dieser Körner liegen dicht um den Kern herum, ein grösseres, oft mit einer Vacuole ausgestattetes seitlich über ihm (Fig. 12). Namentlich an der Spitze des einkernigen Ascus findet man häufig ein solches Korn. Nicht selten sind diese Gebilde von einem Hof umgeben, der jedoch niemals scharf, wie eine Kernhöhle, gegen das umgebende Plasma abgegrenzt ist. Ihre Natur ist sicher diejenige der bereits in Fig. 10 in der Nähe der Kerne abgebildeten Körperchen; während man aber auf diesem Stadium noch glauben könnte, es mit Centrosomen zu thun zu haben, spricht ihre bedeutendere Anzahl, verschiedene Grösse, ziemlich schwankende Lagerung im einkernigen Ascus doch gegen alles, was wir von diesen Zellorganen wissen, mit denen sie eben nur im tinktionellen Verhalten übereinstimmen [1]). Ueberdies verlieren sie sich in den älteren, mehrkernigen Ascis oder finden sich hier doch nie in der Nähe der Kerne, höchstens im oberen Theile des Ascus. Im achtkernigen Ascus habe ich sie überhaupt nicht nachweisen können (Fig. 13). Erst wenn die paarweise bei einander liegenden, anfangs unregelmässig im Ascus vertheilten Kerne sich zweireihig anordnen und um sie das Sporenplasma als rundliche Masse sich ansammelt, welche bald durch eine zarte Grenzlinie vom „Epiplasma“ abgesondert wird, treten wieder solche Nucleolen-artigen Gebilde auf, und zwar liegt bei jeder Sporenanlage ein anfangs kleines, erythrophiles Körperchen (Fig. 14); wir wollen es als „Nebennucleolus“ bezeichnen. Ob dieselben aus den vorher vorhandenen, ähnlichen Bildungen entstanden sind, lässt sich nach dem Gesagten nicht mit Bestimmtheit verfolgen; es wäre jedoch nicht gerade ausgeschlossen, dass die Substanz der letzteren aufgelöst und später in Gestalt der Nebennucleolen wieder niedergeschlagen worden wäre; das fernere Wachsthum derselben lässt eine solche Annahme nicht unmöglich erscheinen.

Die jungen Sporen strecken sich bald und nehmen so Ellipsenform an, wobei der Nebennucleolus sich ebenfalls ausdehnt; den auf diesem Stadium in jeder Spore enthaltenen Kern bezeichne ich mit Rücksicht auf die später in ihm vorgehenden Veränderungen als „primären Sporenkern“ (Fig. 15).

---

[1]) Bei *Gyromitra esculenta* treten, soweit meine Beobachtungen reichen, diese Körner im einkernigen Ascus ebensowenig auf wie die später zu erwähnenden „Nebennucleolen“ seitlich an den Sporen (Fig. 24 und 25). Fig. 24 zeigt auf dem Schnitt eine weit deutlichere, faserig-netzige Struktur des Ascusplasmas, wie die Abbildungen von *Helvella Infula*, was auf der verschiedenen Fixirung der beiden Objekte beruhen dürfte.

In etwas älteren, länglich-elliptischen Sporen treten nun in den beiden Brennpunkten zwei kleine, kugelrunde, scharf umgrenzte Körperchen vom tinktionellen Verhalten der Nucleolen auf (Fig. 16), zwei „Sporosomen", über die ich mich zunächst einfach referirend verhalten will; was sie sind wird die Verfolgung ihrer Entwickelung lehren. In der Mitte der Spore liegt jetzt ein mit Fuchsin-Jodgrün sich bläulich färbendes, rundliches Gebilde und an zwei gegenüberliegenden Seiten desselben zwei sehr kleine rothe Körner, deren Verbindungslinie schief zu der Längsachse der Spore orientirt sein würde. Bei der Eisenhämatoxylin-Rubin S.-Methode werden die beiden grösseren Sporosomen, ebenso wie die kleinen, an dem Mittelgebilde liegenden Körperchen intensiv blauschwarz, dieses selbst rosa gefärbt. Die Nebennucleolen sind auf diesem Stadium deutlich linsenförmig und erscheinen daher, je nachdem man sie von der Fläche oder von der Kante zu Gesicht bekommt, entweder als Scheiben oder Spindeln (vgl. Fig. 22); häufig enthalten sie eine Vakuole, bisweilen noch eine zweite kleinere. Sie stellen nicht etwa Anhängsel der Sporen dar, wie sie sich z. B. bei *Ascobolus* finden, sondern sind selbstständige Gebilde, die vom Epiplasma her der sich zusammenballenden Sporenanlage kontinuirlich nachrücken. Ihr Aussehen ändert sich mit der fortschreitenden Ausbildung der Sporen nicht mehr wesentlich, sie werden nur noch unbedeutend grösser.

Bald darauf verschwinden die beiden Körnchen, welche vorher dem Mittelkörper anlagen, und es treten dafür (Fig. 17) zwei neue Sporosomen auf, die mit den beiden ersten eine Reihe bilden; zwischen den mittleren Sporosomen liegt noch deutlich das durch sein tinktionelles Verhalten charakterisirte rundliche Gebilde. Mit dem Verschwinden des letzteren erscheinen um die vier Sporosomen helle Höfe (Fig. 18), die schliesslich durch deutliche Kreislinien gegen das Sporenplasma abgegrenzt werden (Fig. 19). Die Sporosomen mit den sie umgebenden Höfen rücken nun nach der Mitte der Spore zu (Fig. 19 und 20), in deren Brennpunkten später die Oeltropfen sichtbar werden. Inzwischen haben sich die Sporen infolge einer Art Verdichtung ihrer ursprünglichen Masse, innerhalb der ersten zarten Grenzlinie gegen das übrige Ascusplasma, kontrahirt und erscheinen dadurch eine jede von einem farblosen Ringe umgeben, dessen innerer Abschluss durch die Sporenmembran dargestellt wird, welcher der Nebennucleolus angeschmiegt ist. Die mit zunehmender Reife der Sporen eintretende Verdickung und daraus resultirende intensivere Tinktion der Membran entzieht die Vorgänge im Sporeninneren meist der Beobachtung; doch konnte ich an günstigen Stellen (Fig. 23) die unveränderte Erhaltung der vier Sporosomen mit ihren Höfen zwischen den beiden Oeltropfen auch in älteren Sporen feststellen.

Ueber die Deutung dieser eigenthümlichen Vorgänge in den Sporen von *Helvella Infula* dürfen wir uns kurz fassen. Wenn man bedenkt, dass die Sporosomen in ihrem tinktionellen Verhalten mit den Nucleolen übereinstimmen, dass ferner der primäre Sporenkern, speciell sein Nucleolus, allmählich schwindet und dass endlich, mit Rücksicht auf die äusserst geringe

Entwickelung des Chromatins in diesen Kernen, das Hauptkriterium für den Nachweis eines Kernes die Anwesenheit eines Nucleolus und der ihn umgebenden Kernwand ist, — so wird man nicht darüber im Zweifel sein können, dass hier in den Sporenanlagen der zuerst in ihnen vorhandene Kern, den ich eben deshalb „primären Sporenkern" genannt habe, sich in einer besonderen Weise zu vier Kernen vermehrt hat, indem nämlich sein Nucleolus sich theilt und die Theilprodukte aus der Kernhöhle austreten; der chromatische Theil des Mutterkernes (der anfangs noch erhaltene Mittelkörper der obigen Darstellung) diffundirt durch die Sporenmasse und sammelt sich um die Sporosomen, d. i. die Descendenten des Nucleolus des Mutterkernes, an, die auf diese Weise zu vier neuen Kernen sich ausbilden. — Eine derartige Entstehung von Tochterkernen um die ausgetretenen Nucleolentheile des Mutterkernes wurde gelegentlich auch von zoologischer Seite angegeben.

Wenn wir schliesslich versuchen wollen, die Eigenthümlichkeiten in der Sporenbildung von *Helvella Infula* von allgemeineren Gesichtspunkten aus zu betrachten und zu erklären, so ist vorher zu betonen, dass allzu weitgehende theoretische Schlüsse aus diesen Erscheinungen doch erst dann berechtigt sind, wenn eine grössere Verbreitung derselben, wenigstens etwa bei den *Helvellineen* und *Ascoboleen,* nachgewiesen ist. Bei *Gyromitra esculenta* habe ich bezüglich der „Sporosomen" ganz ähnliche Verhältnisse gefunden, und Fig. 25 giebt eine Spore von dieser Art mit vier deutlichen kleinen Kernen wieder. Mit den Figuren von *Helvella Infula* verglichen, tritt die Vermehrung der Kerne bei der anderen Art scheinbar schon auf früheren Stadien auf, in Wirklichkeit rührt dies aber nur daher, dass die Sporen der *Gyromitra* stets eiförmig-elliptisch bleiben und sich überhaupt nicht weiter in die Länge strecken. — Zuerst aufmerksam geworden bin ich auf diese Verhältnisse bei *Ascobolus furfuraceus* Pers., war jedoch damals nicht ohne weiteres zu einer Entscheidung über die Natur der in den Sporen dieser Form auftretenden drei bis vier stark färbbaren Körper gelangt und habe infolgedessen die hauptsächlich auffälligen Nucleolen-artigen Gebilde oben mit der vorläufigen, einer möglichen anderen Anschauung nicht vorgreifenden Bezeichnung Sporosomen belegt. Mit der Bildung der Oeltropfen haben diese Körperchen allem Anschein nach nichts zu thun, stellen also nicht etwa „Elaioplasten" dar, wie solche bei Pilzen übrigens auch noch nie beobachtet worden sind.

Dass in einzelligen Sporen mehrere Kerne auftreten, scheint mir zur Zeit nur unter der Annahme eines Rückschlages, einer Reminiscenz an eine mehrzellige Urform der Ascospore [1]) verständlich. In diesem Sinne würden sich die mehrkernigen Sporen der *Helvella Infula* und *Gyromitra esculenta*

[1]) Zunächst nur bei den *Helvellineen,* wo gewisse einfacher gebaute Formen *(Geoglossum)* vielzellige Sporen besitzen; auch bei *Mitrula* habe ich nicht selten eine Scheidewand an gefärbten Sporen beobachtet.

von den septirten bei *Geoglossum* etc. ableiten (vgl. auch das über Teichospora pag. 24 Gesagte). Eine sehr weitgehende Frage wäre es, ob hierin etwa Anklänge an die nachträgliche Sprossung der Sporen mancher *Exoasceen (Taphria)* zu sehen sind; diese Formen würden dann thatsächlich als die primitiven und nicht, wie man nach ihrer parasitischen Lebensweise wohl auch vermuthen könnte, als reduzirte *Discomyceten* anzusehen sein.

Eines Erklärungsversuches bedürfen noch die Nebennucleolen. Unsere gegenwärtigen Kenntnisse von der Funktion der Nucleolen erlauben es wohl noch nicht, diesen Organen eine bestimmte oder in der Mehrzahl der Fälle übereinstimmende Rolle beim Aufbau des Elementarorganismus zuzuschreiben. Mit der von vielen anderen Fällen her bekannten Thätigkeit der Kerne bei der Bildung der Zellwand würde es aber durchaus im Einklang stehen, wenn ein ausserhalb der Spore gelegenes derartiges Gebilde bei der Entstehung ihrer Membran mitwirkt, um so mehr, als eine Aktion der später, nach der Bildung der Sporenhaut, abgeschlossenen Kerne durch diese hindurch, wie sie doch bei der Auflagerung neuer Membranschichten von aussen nöthig wäre, nicht recht denkbar ist. In diesem Sinne würde man in den Nebennucleolen Theile von Kernen sehen können, die dem Epiplasma noch verbleiben und eine Wechselwirkung zwischen ihm und den Sporen, insbesondere bei der centripetalen Verstärkung der Sporenmembran, vermitteln. Eine solche Anschauung steht freilich in einem gewissen Widerspruche mit dem, was man bisher über „freie Zellbildung" im Ascus für allgemein gültig ansah. Vielleicht bringt hier die Untersuchung der Kernverhältnisse bei der Sporenbildung niedrig stehender *Ascomyceten*, wie der *Perisporiaceen*, bei denen diese Vorgänge sich möglicherweise einfacher und verständlicher abspielen, noch interessante Aufschlüsse. Dass die durch Harper erschöpfend behandelten *Erysipheen* für unsere Fragestellung nichts leisten, harmonirt durchaus mit den Anschauungen dieses Autors, der eben für diese Gruppe, auf Grund der Entwickelungsverhältnisse des Ascogons, in phylogenetischer Hinsicht eine höhere Stufe in Anspruch nimmt, als sie gewissen *Discomyceten (Ascobolus)* zukommt.

Wie wir sahen, stellt der Fruchtkörper von *Mitrula phalloides* in seiner ersten Anlage einen auf asexuellem Wege, aus verknäuelten und verzweigten Mycelsprossungen entstandenen, gleichartigen, sterilen Gewebekomplex dar, in welchem bald die fertilen Elemente als Gruppen von plasmareichen, grosskernigen Zellen auftreten; dieselben werden bei der Streckung in den oberen Theil des Fruchtkörpers gehoben, wo sich die peripherischen Hyphen zu einer schleimigen Hülle ausbilden, unter der die Paraphysen sich differenziren; damit wird die angiokarpe Hymeniumanlage eingeleitet. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei *Leotia gelatinosa,* nur dass bei dieser die Paraphysen schon in dem ungestielten Fruchtkörper vorhanden sind. Die Para-

physen durchbrechen die Hülle und drängen sie zur Seite; die unter ihnen liegenden ascogenen Hyphen sind in lebhafter Verzweigung begriffen. Das Hymenium wölbt sich durch reichliche Vermehrung seiner Elemente bei *Mitrula* eiförmig empor, während das innere Gewebe allmählich schwindet; die zwischen der herabwachsenden Fruchtschicht und dem Stiel zusammengedrängte Hülle bleibt noch in ausgewachsenen Fruchtkörpern deutlich erkennbar. Etwas anders gestaltet sich die weitere Entwickelung von *Leotia*. Infolge der desorganisirten Beschaffenheit der Hülle kann es bei beiden Formen nicht zur Bildung einer ausgebreiteten Fruchtscheibe kommen, wie das bei *Helvella Ephippium* der Fall ist, deren anfangs halbkugelige Fruchtscheibe sich infolge starken Flächenwachsthums der Oberseite zweilappig herabschlägt. Auf unregelmässigere Ausbildung und starke Wellung dieser Lappen lässt sich die Gestaltung des Hutes der komplizirteren *Helvella*- und *Gyromitra*-Arten zurückführen und dadurch ihre Entstehung aus der ursprünglichen *Pezizen*-Form verfolgen. Die *Helvellineen* erscheinen nach ihrer Entwickelungsgeschichte als *Pezizen* mit starkem Flächenwachsthum des Hymeniums; die Verschiedenheit ihres „Peritheciums" beruht vielleicht zum Theil auf verschiedenen Lebensbedingungen.

Der primäre Ascuskern entsteht bei *Helvella Infula* durch Verschmelzung zweier Kerne, in welcher ein rein vegetativer Vorgang zu sehen ist. Die in den Sporen von *Helvella Infula* und *Gyromitra esculenta* auftretenden „Sporosomen" sind die Descendenten des Nucleolus des „primären Sporenkerns", um sie bilden sich nach dem Schwinden der Mutterkernhöhle vier neue Sporenkerne. An den Sporen der erstgenannten Art finden sich ausserdem eigenthümliche „Nebennucleolen", die vielleicht bei der Membranbildung eine Rolle spielen.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, den 21. Juli 1898.

Litteraturverzeichniss.

Baranetzky: Entwickelungsgeschichte des *Gymnoascus Reessii*. Bot. Ztg. 1872.

de Bary: I. Ueber die Fruchtentwickelung der Ascomyceten. Eine pflanzenphysiologische Untersuchung. Leipzig 1863.

— II. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig 1866.

— u. **Woronin:** III. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze.
II. Reihe: *Ascobolus pulcherrimus* und *Pezizen*. Frankfurt a. M. 1866.
III. „ *Sphaeria*, *Sordaria*, *Eurotium*, *Erysiphe*. 1870.

— IV. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.

Bauke: Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. Bot. Ztg. 1877.

Brefeld: Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. Heft II., IV., IX., X.

Bucholtz: Zur Entwickelungsgeschichte der *Tuberaceen*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV., H. IV. 1897.

Dangeard: I. La reproduction sexuelle des Ascomycètes. Le Botaniste, Sér. IV. 1896.

— II. Seconde mémoire sur la production sexuelle des Ascomycètes. Ibid. Sér. V. 1897.

Eidam: I. Beitrag zur Kenntniss der *Gymnoasceen*. Cohn's Beitr. z. Biol. Bd. III., Heft II. 1883.

— II. Zur Kenntniss der Entwickelung bei den Ascomyceten. ibid. H. III.

Errera: L'épiplasme des Ascomycètes. Thèse. Bruxelles 1882.

Fisch: I. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Ascomyceten. Bot. Ztg. 1882.

— II. Ueber die Pilzgattung Ascomyces. ibid. 1885.

Gjurašin: Ueber die Kerntheilung in den Schläuchen von *Peziza vesiculosa* Bulliard. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XI. 1893.

Harper: I. Die Entwickelung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XIII., 1896.

— II. Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. Ibid. XIII., 1896.

— III. Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. Pringsheim's Jahrbücher XXIX, 1896.

— IV. Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus („Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut"). Ibid. XXX., 1897.

Hesse: Zur Entwickelungsgeschichte der *Tuberaceen* und *Elaphomyceten*. Bot. Centralbl. Bd. XLII. 1890. H. 1.

Janczewski: Morphologische Untersuchungen über *Ascobolus furfuraceus*. Bot. Ztg. 1871.

v. Istvánffi: Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwickelung der Pilze. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XIII., 1895.

Kihlman: Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. Acta Soc. Scient. Fenn. Helsingfors 1883.

Krabbe: Entwickelung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1882.

Möller: Ueber die sogenannten Spermatien der Ascomyceten. Bot. Ztg. 1888.

Mary A. Nichols: The morphology and development of certain Pyrenomycetous fungi. Botan. Gazette. XXII. 1896.

Oltmanns: Ueber die Entwickelung der Perithecien in der Gattung *Chaetomium*. Bot. Ztg. 1887.

RacIborski: Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des *Basidiobolus ranarum*. Flora 1896.

Sadebeck: Untersuchungen über die Pilzgattung *Exoascus*. Jahrb. d. wissensch. Anstalten zu Hamburg. 1883.

Stahl: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten. Heft I.: Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung der *Collemaceen*. Leipzig 1877.

van Tieghem: I. Sur le développement du fruit des Chaetomium et la prétendue sexualité des Ascomycètes. Comptes rendues. LXXXI. 1875.

— II. Sur le développement du fruit des Ascodesmis. Bull. de la Soc. bot. XXIII. 1876.

— III. Culture et développement du Pyronema confluens. ibid. XXI. 1884.

Thaxter: Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. Mem. of Americ. Acad. of Arts and Sciences. Boston 1896.

Tulasne: Sur les phénomènes de copulation que présentent quelques champignons Ann. d. Sc. nat V. sér. VI. 1866.

Woronin: s. **de Bary** III.

Zopf: Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. Chaetomium. Nova Acta XLII. No. 5. Halle 1881.

— II. Die Pilze in morphologischer, physiologischer, biologischer und systematischer Beziehung. Breslau 1890.

Zukal: Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen aus dem Gebiete der Ascomyceten. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der K. Akad. d. Wissenschaft. Bd. XCVIII., Abt. I., Heft V., Wien 1890.

Figuren-Erklärung.

Die Figuren sind mit Leitz'schen Objektiven und Okularen, die stärker vergrösserten unter Benutzung der Oelimmersion $^1/_{12}$, num. Ap. 1,30, mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates entworfen.

Fruchtkörperentwickelung von Mitrula phalloides (Bull).

Fig. 1. Schnitt durch eine junge Fruchtanlage mit ascogenen Hyphen. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 390/1.

Fig. 2. Ascogene Hyphen mit Kernen auf diesem Stadium. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 1000/1.

Fig. 3. Gestreckter Fruchtkörper: Am oberen Ende ist, durch die bläuliche Färbung kenntlich, das Hymenium angelegt, umgeben von einer Hülle. Fx.: Keiser. Fb.: Ammoniak-Carmin + Thionin. Vergr. 30/1.

Fig. 4. Struktur dieser Hülle. Fx.: Keiser. Fb.: Fuchsin-Jodgrün. Vergr. 800/1.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Kopfanlage; die Paraphysen haben die (schematisch konturirte) Hülle durchbrochen. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 120/1.

Fig. 6. Habitusbild eines zwischen zwei Blättern hervorbrechenden Fruchtkörpers mit freigelegter Paraphysenschicht. Fx.: Keiser. Fb.: Ammoniak-Carmin + Thionin. Vergr. 30/1.

Fig. 7. Ascogene Hyphen auf diesem Stadium, dazwischen sterile. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 800/1.

Fig. 8. Weiter sich ausbreitende Fruchtscheibe: Die Hülle ist zur Seite gedrängt, die ascogenen Hyphen haben sich parallel zur Oberfläche angeordnet. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 50/1.

Leotia gelatinosa Hill.

Fig. 9. Junger Fruchtkörper mit Resten der Hülle und ascogenen Hyphen unter der Paraphysenschicht. st.: sterile Zone. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 40/1.

Helvella Infula Schaeffer.

Fig. 10—15. Ascus-Entwickelung bis zur Anlage elliptischer, einkerniger Sporen. Fx.: Keiser. Fb.: Fuchsin-Jodgrün. Vergr. 800/1.

Fig. 16—23. Verhalten der Kerne bei der weiteren Ausbildung der Sporen. Fx.: Keiser. Fb.: Fuchsin-Jodgrün. Vergr. 800/1.

Gyromitra esculenta (Pers.).

Fig. 24. Ascus mit einem Kern. }
Fig. 25. Spore mit vier Kernen. } Fx.: Flemming. Fb.: Saffranin-Gentianaviolett. Vergr. 800/1.

Ueber Inulin, sein Verhalten ausserhalb und innerhalb der Pflanze,

nebst Bemerkungen über den Bau der geschichteten Stärkekörner.

Von Dr. **Hugo Fischer.**

I. Theil.

Physikalisch-chemische Eigenschaften von Inulin und Stärke.

§ 1. Molecular-Formel des Inulins. Die Stellung des Inulins zu den übrigen Kohlenhydraten ist bezeichnet durch sein hohes Molecular-Gewicht und durch seine Beziehung zur Fructose, in die es sich bei längerem Kochen der wässerigen Lösung, schneller bei Säure-Zusatz, vollständig umwandelt.

Die Angaben der verschiedenen Autoren über die Molecular-Grösse zeigen wenig Uebereinstimmung, die meisten stellen Mindest-Werthe dar, die wohl noch mit einer gewissen Zahl zu vervielfältigen sein dürften. Kiliani (l. c. p. 155) schreibt der bei 100° getrockneten Substanz die Formel $6\ C_6\ H_{10}\ O_5 + H_2O = C_{36}\ H_{62}\ O_{31}$ zu; nach Brown und Morris soll die Formel $2\ C_{12}\ H_{22}\ O_{11} + 4\ C_{12}\ H_{20}\ O_{10} = C_{72}\ H_{124}\ O_{62}$, nach Düll und Lintner $18\ C_6\ H_{10}\ O_5 + H_2O = C_{108}\ H_{182}\ O_{91}$ laufen. (Citate nach Tollens, l. c., 2. Bd., p. 233) während Tanret (I, p. 516) sie mit $5\ (6\ C_6\ H_{10}\ O_5 + H_2O) = C_{180}\ H_{310}\ O_{155}$ angibt.

Jedenfalls ist aus den später näher zu betrachtenden colloidalen Eigenschaften des Inulins zu entnehmen, dass ihm eine sehr hohe Molecular-Formel zukommt; und so ist auch Béchamp (l. c. p. 213) zu verstehen, wenn er, selbstverständlich nur als Verhältnisszahl, die Zusammensetzung des Inulins mit $C_6\ H_{10}\ O_5$ angibt. Letzterer vermeidet bei der Reindarstellung der Substanz ein Erwärmen über 70°, und hat damit ein Produkt erhalten, das sich von dem anderer Autoren durch das Fehlen von H_2O-Gruppen unterscheidet; nur durch sein Verfahren soll es möglich sein, die chemische Umsetzung des Stoffes zu verhüten.

§ 2. Verschiedene Modificationen. Zweifellos ist das Inulin eine leicht veränderliche Substanz, und auf diese Eigenschaft, vielleicht auch auf Mischung mehrerer chemischer Individuen sind wohl die vielerlei verschiedenen Stoffe, die Tanret (I, p. 514 ff., II, p. 50 ff.) erhalten und als Inulin, Pseudo-Inulin, Inulenin, Helianthenin und Synantherin unterschieden hat, zurückzuführen.

Wenn Tanret von seinem Inulenin meint: „C'est sans doute à ses cristaux rénuis en boules, que sont dus les prétendus sphérocristaux d'inuline, qu'on voit au microscope dans les coupes de dahlia, macerées dans l'alcool.“ — so wäre ja schon damit erwiesen, dass sein Inulin und Pseudo-Inulin Kunstproducte sind, denn in nach obiger Weise behandelten *Dahlien-* und *Topinambur*-Knollen ist neben jenen „Sphaerokrystallen“ nichts zu finden, was einer der anderen beiden Substanzen entsprechen könnte. Der an sich plausible Gedanke aber, dass die Pflanze während des Transportes der Assimilate nach den Speicherorganen aus Fructose zunächst Synantherin, dann Helianthenin und so fort bilde, wird durch die einfach und leicht festzustellende Thatsache widerlegt, dass schon in unmittelbarster Nähe assimilirender Zellen, ja in diesen selbst, Inulin, bezw. nach Tanret Inulenin, in Sphaeriten nachweisbar ist.

Der in der Pflanze — bekanntlich stets in Lösung — enthaltene Stoff ist aber höchst wahrscheinlich wiederum ein anderer, als derjenige, welcher die durch Einlegen von Pflanzentheilen in Alkohol sich niederschlagenden Sphaerite bildet; denn diese werden bei mittlerer Temperatur von Wasser nur wenig angegriffen, während der Zellsaft von *Topinambur-* oder *Dahlien-*Knollen auf 100 Gewichtstheile Wasser bis über 30 Theile Trockensubstanz enthält, die bis auf geringe Beimengungen fremder Stoffe fast ausschliesslich aus Inulin, bezw. aus jener anzunehmenden leicht löslichen Modification desselben besteht. Dazu kommt, dass man solchen Knollen durch Austrocknen an der Luft noch einen beträchtlichen Theil ihres Wassers entziehen kann, ehe eine Ausfällung stattfindet. Wenn der natürlich vorkommende Stoff einer von Tanret's Substanzen entspricht, so könnte dies sein Helianthenin sein, von dem Tanret (II, p. 51) angibt, es sei in seinem eigenen Gewicht kalten Wassers löslich.

Da die Frage, ob Tanret's verschiedene Substanzen selbständige chemische Individuen sind oder nicht, für die nachfolgenden Ausführungen wenig in Betracht kommt, so soll fortan nur von Inulin schlechtweg die Rede sein, zumal aus jedem Satz zu entnehmen sein wird, ob es sich um die im Zellsaft gelöste oder um die durch Ausfällung erhaltene, minder lösliche Modification handelt.

Dass diese Modificationen in der Richtung von der leichter zur schwerer löslichen leicht ineinander übergehen können, zeigt einerseits das Verhalten eben jener in Alkohol-Material ausgefällten Sphaerite, andererseits die an frisch ausgepresstem Zellsaft Inulin führender Knollen zu beobachtenden Erscheinungen.

Fertigt man durch irgend einen inulinhaltigen Pflanzentheil, der seit etwa einer Woche in Alkohol gelegen hat, einen Schnitt und betrachtet diesen unter dem Mikroskop, so wird man mehr oder weniger reichlich die seit Sachs (l. c. p. 79 ff.) bekannten Sphaerokrystalle finden, bei Wasser-Zusatz aber sehen, dass dieselben sich sehr rasch auflösen. Untersucht man eine Probe des gleichen Materials sechs Monate später, so ist das mikroskopische Bild noch das gleiche, nur die Löslichkeit der Sphaerite hat abgenommen: sie werden jetzt von Wasser bei mittlerer Temperatur nur sehr wenig und langsam angegriffen.

Viel auffallender noch ist die Veränderung, die mit dem ausgepressten Safte von *Dahlien-* oder *Topinambur*-Knollen vorgeht (vgl. auch Dragendorff, l. c. p. 58 ff.). Die abfiltrirte Flüssigkeit bleibt nur kurze Zeit klar, bald trübt sie sich stärker und stärker, und nach etwa einer Viertelstunde ist sie zu einem dicken Brei geworden, von dem kein Tropfen herabfliesst, wenn man das Gefäss umkehrt. Der hierbei entstandene Niederschlag erscheint unter dem Mikroskop einem Bakterien-Präparat nicht unähnlich, denn er besteht aus zahllosen, etwa 2 bis 3 μ langen, sehr dünnen, meist etwas verbogenen, farblosen Stäbchen oder Fädchen, die — worauf unten noch zurückzukommen sein wird — durchaus nicht krystallartig aussehen, nicht doppelbrechend sind und sich selbst in grossen Mengen kalten Wassers nicht wieder auflösen, die also einer Inulin-Modification höherer Ordnung angehören müssen, wobei jedoch die gleichzeitige Entstehung eines Hydrates nicht ausgeschlossen ist.

Zu dem geschilderten Versuch, der, wie seit lange bekannt, in ähnlicher Weise auch mit heiss übersättigten Lösungen rein dargestellten Inulins gelingt, da dasselbe beim Erkalten nur zu etwa 1% sich in Lösung erhält, sind übrigens die *Topinambur*-Knollen nur kurze Zeit, wenn sie am reichsten an Inulin sind, geeignet, also etwa während des Octobers; schon im November macht sich eine Veränderung des Inhaltes geltend, die im Dezember ziemlich vollendet ist, darin bestehend, dass das Inulin in das verwandte, jedoch viel leichter lösliche Lävulin (vgl. u., § 28) übergeführt wird.

Ist somit das Vorhandensein verschiedener Modificationen des Inulins als erwiesen anzusehen, so ist die Ursache der in ihrem Verhalten, besonders in ihren Löslichkeits-Verhältnissen zu beobachtenden Unterschiede wahrscheinlich nicht in verschiedenem Wassergehalt, sondern in der verschiedenen Grösse der Molecüle zu suchen, in dem Sinne natürlich, dass die am schwersten lösliche Substanz auch das grösste Molecular-Gewicht besitzt.

§ 3. Osmotisches Verhalten seiner Lösung. Die Bestimmung des Molecular-Gewichtes, die je höhere, desto unsicherere Werthe liefert, erfordert selbstredend eine möglichst sorgfältige Reindarstellung der zu untersuchenden Substanz; wollte ich einen wenigstens ungefähren Schluss auf die Molecular-Grösse der von der Natur dargebotenen Inulin-Modification gewinnen, so musste, angesichts der leichten Veränderlichkeit, auf Reinheit der Substanz verzichtet werden. Ich versuchte der Frage näher zu treten

auf Grund der von de Vries (I, p. 427 ff.) ausgebauten plasmolytischen Methode, von vornherein überzeugt, dass bei der Menge der Fehlerquellen und der Schwierigkeit einer auch nur einigermassen genauen Beobachtung, ein sicheres Ergebniss nicht würde gewonnen werden können.

De Vries schildert eingehend, wie schwer es ihm geworden sei, ein für plasmolytische Untersuchungen wirklich geeignetes Objekt zu finden; er benützte meist Epidermis-Stücke von Blättern und Blattstielen, deren Zellen durch ihren rothgefärbten Saft die eingetretene Plasmolyse deutlich anzeigten. Für den von mir angestellten Versuch war mir aber das Object in Gestalt von Schnitten durch *Topinambur*- oder *Dahlien*-Knollen gegeben, und diese erwiesen sich als für die Beobachtung recht ungünstig; gefärbter Zellsaft ist hier nicht vorhanden, und die über oder unter der eben zu untersuchenden Zelle liegenden Wände der Nachbarzellen können nur zu leicht zu Täuschungen führen, und erschweren eine genaue Feststellung der etwa eingetretenen Plasmolyse bedeutend.

Es wurde nun so verfahren, dass ich von an Inulin reichen Knollen mit dem Rasirmesser je eine Anzahl von Schnitten anfertigte, die ich in Gläschen warf, welche Zuckerlösungen von genau bekanntem Concentrationsgrad enthielten, den Rest der Knolle aber auf dem Reibeisen zerkleinerte, den Saft abpresste, genau wog, dann im Wärmschrank, zuletzt im Chlorcalcium-Exsiccator das Wasser möglichst entfernte und darauf, nachdem die Substanz einige Monate daselbst zugebracht, das Trockengewicht bestimmte. Die Schnitte wurden etwa zwei Stunden nach dem Einlegen in die Zuckerlösung daraufhin untersucht, ob bei einer beträchtlichen Zahl von Zellen Plasmolyse stattgefunden hatte. Ich benützte Zuckerlösung und nicht die irgend eines Salzes, weil sich so das Ergebniss direkt auf das den Zuckerarten verwandte Inulin beziehen liess, und eine Umrechnung nach den isotonischen Coefficienten erspart wurde.

In wiederholten Versuchen zeigte es sich übereinstimmend, dass eine 0,1-procentige Lösung von Fructose und eine 0,2-procentige Rohrzucker-Lösung noch im Stande waren, einen Theil der Zellen zu plasmolysiren, also mit dem Zellsaft des Gewebes — annähernd gleichmässige Vertheilung des Inulins vorausgesetzt — ungefähr gleiche osmotische Spannung hatten. Die später angestellte Berechnung ergab aber, dass die zu den Versuchen benützten Knollen auf 100 Gewichtstheile Wasser etwas über 30 Theile Trockensubstanz enthielten. Wollte man hieraus einen direkten Schluss auf die Molecular-Grösse ziehen, so würde also nach dem bekannten Gesetz, wonach ceteris paribus die Zahl der in der Lösung enthaltenen Molecüle die osmotische Wirkung bestimmt, das Ergebniss dahin lauten, dass das natürlich vorkommende Inulin ein 300 Mal grösseres Molecül als Fructose, bezw. ein 158 Mal grösseres als Saccharose besitzt; die Formel würde demnach lauten: $333\ C_6\ H_{10}\ O_5 = C_{1998}\ H_{3330}\ O_{1665}$.

Nun liegt aber, abgesehen von der Schwierigkeit einer genauen Beobachtung und von der wahrscheinlich nicht für alle Zellen des Gewebes

gleichmässigen Concentration des Zellsaftes, eine wesentliche Fehlerquelle in der Unreinheit der benützten Substanz, die als natürlicher Zellsaft neben Inulin noch andere Stoffe gelöst enthält. Schleim und lösliche Eiweiss-Stoffe haben selbst voraussichtlich so hohe Molecular-Gewichte und so geringe osmotische Kraft, dass sie das Resultat nicht in bedeutenderem Maasse zu beeinflussen vermögen; dasselbe dürfte eher dahin zu berichtigen sein, dass durch im Zellsaft gelöste Salze, niedere Kohlenhydrate oder Anderes ein höherer osmotischer Druck erzeugt wird, als die Inulin-Lösung allein in entsprechender Gewichts-Concentration vermögen würde.

Andrerseits ist aber vielleicht die Berechnung der Molecular-Grösse aus dem osmotischen Verhalten darum überhaupt unstatthaft, weil die Fähigkeit des osmotischen Druckes bei den Körpern mit hoch zusammengesetzten Molecülen rascher abnehmen könnte, als jene steigt. Die Beobachtungen haben bisher gelehrt, dass die Druckfähigkeit gelöster Colloide äusserst gering ist; da man indess die Molecular-Grössen dieser Körper zu wenig kennt, so ist über die Beziehungen der beiden Functionen zu einander zur Zeit nichts Genaues auszusagen. Sicher erwiesen ist, dass das Inulin selbst in der hoch concentrirten Lösung, in der es in den genannten Knollen enthalten ist, eine höchst geringe osmotische Leistung aufzuweisen hat — was sich übrigens auch darin zeigt, dass die, wie alle Wasserpflanzen, für Wasser-Entziehung sehr empfindlichen Blätter der *Elodea canadensis* nach mehrstündigem Verweilen in dem frisch ausgepressten Saft in keiner ihrer Zellen eine Spur von Plasmolyse erkennen lassen.

§ 4. Diffusions-Fähigkeit; Einwirkung von Alkohol. Eine weitere beachtenswerthe Eigenschaft des gelösten Inulins, die uns später noch beschäftigen wird, ist seine — wohl von Prantl (p. 17) und Dragendorff (p. 62) zuerst beschriebene — Fähigkeit, durch permeable Membranen zu diffundiren; doch ist seine Diffusions-Geschwindigkeit bezeichnender Weise sehr viel geringer, als die der Zuckerarten, sie verhält sich nach A. Meyer (III, p. 499) zu der der Dextrose wie 4,51 : 90,9, also etwa wie 1 : 20. Diese, unserer Substanz somit nur in geringem Grade zukommende Fähigkeit ist schwerlich geeignet, die Anschauung zu widerlegen, die aus mehr als einem Grunde dem Inulin seine Stellung bei den Colloiden, nicht unter den krystallinischen Körpern [1]) zuweist (vergl. hierüber auch Dragendorff, p. 62—64), zumal ja auch zweifellose Colloide, wie Gummi arabicum, durchlässige Membranen in geringer Menge zu durchwandern vermögen. Ein direkter Schluss von der verhältnissmässigen Diffusions-Fähigkeit auf die Molecular-Grösse ist bekanntlich nicht möglich.

Bemerkt sei — worauf auch schon Prantl (a. a. O.) hingewiesen hat — dass bei Einwirkung von Alkohol auf Inulin-Lösung zu beiden Seiten der

[1]) Ich vermeide den Ausdruck „Krystalloide“, weil man in botanischen Abhandlungen darunter die bekannten, colloidalen Eiweiss-Krystalloide zu verstehen pflegt.

trennenden Membran, also auch in dem verwendeten Alkohol, ein reichlicher Niederschlag ensteht, gleichwie, wenn man Alkohol vorsichtig über eine Inulin-Lösung schichtet, die erste Trübung oberhalb der Grenze der beiden Flüssigkeiten erscheint.

Ich erweiterte die Versuche dahin, dass ich Capillar-Röhrchen von 4 bis 5 cm Länge theils mit künstlich bereiteter Lösung reinen Inulins, theils mit ausgepresstem Saft der *Topinambur*-Knollen füllte und in ein Gefäss mit Alkohol legte. Fast momentan strömte etwas von der Lösung in die umgebende Flüssigkeit, um vor den beiden Enden der Capillaren einen höchst feinkörnigen Niederschlag zu erzeugen; die weitere Einwirkung des Alkohols war jedoch langsam genug, um innerhalb der Röhrchen die Entstehung zahlreicher, wohlausgebildeter Sphaerite zu ermöglichen, die dicht gedrängt die Endstücke der Capillaren erfüllten, in der Mitte derselben aber nur sehr spärlich zu finden waren. Diesen Versuch direkt umzukehren, war wegen der geringen Menge von Alkohol, die die Capillaren fassen konnten, aussichtslos. Darum verwendete ich kurze Stücke gewöhnlichen Glasrohres mit capillar ausgezogenen Enden, die mit Alkohol gefüllt und in Inulin-Lösung gelegt werden; auch hier bildeten sich innerhalb der Röhrchen schöne Sphaerite aus, während in der äusseren Umgebung die Vermischung der Flüssigkeiten so rasch vor sich ging, dass nur ein geringer, feinkörniger Niederschlag ausfiel.

§ 5. Reactionen des Inulins. Charakteristische, namentlich mikrochemische Reactionen sind vom Inulin nur wenige bekannt. Bezüglich der für die Feststellung der Identität wichtigen Drehung der Polarisationsebene sei auf die chemischen Lehrbücher und auf die citirten Abhandlungen von Dragendorff, Prantl, Kiliani, Tanret u. A., woselbst auch Näheres über makrochemische Reactionen nachzulesen ist, verwiesen.

Die Eigenschaft, mit α-Naphthol und Schwefelsäure eine violette, mit Thymol und Schwefelsäure eine rothe, bei Anwendung von Orcin rothgelbe Färbung zu geben, ist einer grossen Zahl von Kohlenhydraten eigen, sodass eine Prüfung daraufhin nur in Betracht kommen kann, wo es sich um die Unterscheidung der Inulin-Sphaerite von äusserlich ähnlichen, stofflich aber fremdartigen Körpern handelt; in solchem Falle sind die löslicheren Kohlenhydrate durch Behandeln mit kaltem Wasser oder schwachem Alkohol vorher zu entfernen und das Nichtvorhandensein von Stärke durch die Jodprobe zu erweisen. Eine mikrochemische Reaction im eigentlichen Sinne liegt jedoch auch dann nicht vor, denn es ist unter dem Mikroskop nicht möglich zu entscheiden, welcher im Gesichtsfeld vorhandene Körper den Anlass zur Violet- oder Rothfärbung giebt. Unter Benützung eines heizbaren Objecttisches konnte ich nur feststellen, dass die hinzutretende Schwefelsäure zunächst fast Alles auflöst, und dass eine oder einige Sekunden später, in Folge der Strömung um etwas von dem ins Auge gefassten Object entfernt, die betreffende Farben-Erscheinung in der Flüssigkeit auftritt. Es leuchtet ein, dass von einer solchen Reaction nur mit allergrösster Vorsicht Gebrauch zu machen ist.

§ 6. Erzeugung der Inulin-Sphaerite im Gewebe. Um für pflanzen-physiologische Untersuchungen das Inulin nachzuweisen, giebt es jedoch ein Verfahren, das wohl völlige Sicherheit gewährt, sofern man nur soweit auf die Unterschiede zwischen den Erscheinungsformen des Inulins und den fremdartigen, halbwegs ähnlich aussehenden Körpern achtet, dass grobe Täuschungen ausgeschlossen sind. Ich meine die von Sachs (p. 77 ff.) vorgeschlagene Methode des Einlegens der Pflanzentheile in Alkohol, durch dessen langsame Einwirkung das Inulin eben in jenen „Sphaerokrystallen" ausgeschieden wird, deren Uebereinstimmung mit den aus wässriger Lösung erhaltenen, gleichfalls aus kleinen Kügelchen bestehenden Niederschlägen von Sachs erwiesen wurde.

Nun geht aus den oben (§ 4) geschilderten Versuchen mit Inulin-Lösung und Alkohol untrüglich hervor, dass das Auftreten der Sphaerite nicht auch beweist, dass am gleichen Orte vorher Inulin vorhanden war. Wo es sich also um genaue Feststellung in dieser Hinsicht handelt, wird man zu den von Prantl (p. 38) und weiterhin von Kraus (I. p. 9 und II. p. 333) eingeführten Verfahren seine Zuflucht nehmen, die Pflanzentheile entweder zu trocknen oder mikroskopische Schnitte in Glycerin einzulegen. Im letzteren Falle scheint ein Austritt des Inulins aus den Zellen, die es ursprünglich führten, nicht vorzukommen, es bilden sich hier zahlreiche kleine, dort ein oder wenige grössere Sphaerite in jeder Zelle aus, während bekanntlich in Alkohol grosse, zusammenhängende, durch viele Zellen gehende Complexe von Kugelfragmenten entstehen, indess weite Strecken des Gewebes nun davon völlig frei erscheinen.

In Gewebsstücken, die man in starke Rohrzucker-Lösung (etwa 1 bis 2 Theile auf 1 Theil Wasser) einlegt, erhält man das Inulin meist in je einem formlosen Körper, der nicht immer so deutlich Radial-Struktur und Doppelbrechung erkennen lässt, wie Glycerin-Präparate. Auch beim Austrocknen der Organe findet die Ausfällung am ursprünglichen Ort, meist in unregelmässigen Klumpen, selten in Kugelform statt; jene Massen zeigen dann im polarisirten Licht auch nicht das den Sphaeriten eigene Kreuz, jedoch immerhin merkliche Doppelbrechung; zuweilen ist eine von einer Ecke ausstrahlende radiäre Streifung erkennbar, und dieser entspricht dann auch die Art der Doppelbrechung, so dass sie wie Fragmente von Kugeln erscheinen. Gewöhnlich treten Radial-Structur und Doppelbrechung bei Wasserzusatz etwas deutlicher hervor. Die durch Trocknen erhaltenen, meist ziemlich formlosen Gebilde geben aber im Allgemeinen kein sehr charakteristiches Bild, und darum wird sich für zweifelhafte Fälle das von Prantl (a. a. O.) bezeichnete Vorgehen empfehlen, den fraglichen Pflanzentheil zu halbiren, die eine Hälfte zu trocknen, die andere in Alkohol zu legen.

§ 7. Andere Sphaerite und ähnliche Gebilde in pflanzlichen Geweben. Es wird also wesentlich darauf ankommen, die Sphaerite des Inulins von ähnlich aussehenden Körpern, die gleichfalls durch Einlegen

von Pflanzentheilen in Alkohol erhalten werden können, optisch oder mikrochemisch zu unterscheiden.

Von den Substanzen, die mit dem Inulin verglichen worden sind, fällt zunächst das Hesperidin fort, das durch Alkohol in den Fruchtschalen von Citrus-Arten ausgefällt wird (vgl. über dieses: Pfeffer, I, p. 529 ff.); dieses bildet lockere Büschel oder strahlig-kugelige Agregate von ungleich langen, frei endenden Nadeln, die mit den stets glatt berandeten, in keilförmige Stücke zerfallenden Inulin-Sphaeriten nicht leicht verwechselt werden können.

Auch die in zahlreichen Pflanzen beobachteten, von Leitgeb, Hansen, Belzung u. a. (siehe Literatur-Verzeichniss) untersuchten Sphaerokrystalle von Calcium-Phosphat — nach Belzung wenigstens bei den fleischigen Euphorbien meistens Calcium-Malophosphat — sehen schon äusserlich den Inulin-Kugeln wenig ähnlich; abgesehen davon, dass sie stets besonders reichlich und gut ausgebildet an den Schnittflächen auftreten, während jenes daselbst feinkörnige Niederschläge gibt, sind sie im Einzelnen durch ihre deutlich krystallinische, oft auch schalige Structur, durch bei gleicher Grösse der Objecte viel stärkere Doppelbrechung, sowie an den über die Oberfläche emporragenden Spitzen der zahlreichen Kryställchen, aus denen sie bestehen, meist auch durch bräunliche Färbung unschwer zu erkennen; sollten Zweifel entstehen, so ist die Frage durch eine mikrochemische Reaction leicht zu entscheiden.

Ich untersuchte solche Sphaerokrystalle bei den nachstehenden Pflanzen: *Acanthostachys strobilacea* Link (Blatt), *Acorus Calamus* L. (Rhizom), *Angiopteris evecta* Hoffm. (Wedelstiel), *Cereus giganteus* Eng. (Stamm), *Cichorium Intybus* L. (Wurzel), *Dahlia variabilis* Desf. (Knolle), *Euphorbia canariensis* L. (Stamm), *Hertia (Othonna) crassifolia* Less. (Blatt), *Inula Helenium* L. (Blattstiel), *I. britannica* L. (Receptaculum), *Lycaste gigantea* Lindl. (Knolle), *Mesembryanthemum linguiforme* L. und *M. tigrinum* Haw. (Blätter), *Ricinus communis* L. (Stamm), *Urginea maritima* Baker (Zwiebelblatt) [1]). Nebenbei beobachtete ich sie auch einmal in Gefässen des Stammes von *Aristolochia Sipho* L.

Häufig enthalten diese Sphaerokrystalle einen nicht krystallinischen, Farbstoffe speichernden Kern, der aus einer — vielleicht eiweisshaltigen — schleimartigen Substanz bestehen dürfte; das Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde hat gezeigt, dass sich zuerst Schleimtropfen absondern, die das Calciumsalz in Lösung enthalten und in denen letzteres sodann auskrystallisirt. Entgegen der Behauptung von Hansen (l. c. p. 100) muss ich feststellen, dass die Aufnahme von Anilinfarben an Objekten erfolgte, die seit Monaten in Alkohol gelegen hatten, also nicht mehr in der Bildung begriffen sein konnten.

---

[1]) Von *Galtonia candicans* Decne, deren Sphaerokrystalle Leitgeb (II, p. 298 ff.) beschreibt, stand mir nur ungeeignetes Material zur Verfügung; ich glaube beobachtet zu haben, dass die von mir erhaltenen sphaeritischen Körper sich in Xylol ganz oder zum grössten Theil auflösten.

Bei *Angiopteris* und den *Mesembryanthemum*-Arten sind neben den anderen auch solche Spaerokrystalle häufig, die ganz aus krystallinischer Substanz bestehen und denen der tingirbare Kern fehlt. In den *Mesembryanthemum*-Blättern fand ich auch kleine, linsenförmige, manchen Zellwänden in grossen Mengen anliegende Körperchen, die bei kreisförmigem oder elliptischem Umriss doch im polarisirten Licht das übliche Kreuz nicht erkennen liessen, sondern sich hier wie Einzelkrystalle verhielten — die übrigens mit den grossen normalen Sphaeriten durch allerhand Uebergangsformen verbunden waren.

Diese Sphaerokrystalle vom Inulin schon optisch zu unterscheiden, ist, wie gesagt, bei einiger Uebung nicht schwer; wo Zweifel obwalten, genügt die Behandlung mit starker Schwefelsäure, durch welche Inulin-Kugeln allmählich abschmelzen, während jene zu Gips umkrystallisiren [1]).

Letzteres Verhalten zeigen natürlich auch die gelegentlich vorkommenden, nicht erst durch Alkohol ausgefällten, sphaeritischen Drusen von Calcium-Oxalat (vgl. Möbius, l. c., p. 178).

§ 8. Quellbarkeit. Noch in einem andern Punkte besteht jedoch ein wesentlicher Unterschied zwischen den Gebilden beiderlei Art. Lässt man nämlich zu dem vorher lufttrocken gewordenen Präparat, nachdem man es ohne Flüssigkeit oder in Alkohol betrachtet und zur grösseren Sicherheit mit Hilfe eines Mess-Oculares den Durchmesser des fraglichen Sphaeriten festgestellt hat, einen Tropfen Wasser hinzutreten, so bleibt das Calcium-Phosphat unverändert (das wahrscheinlich vorhandene Quellungsbestreben des vorerwähnten Kernes wird durch den starren Krystallmantel gehemmt oder tritt doch nicht deutlich in Erscheinung), während das Inulin auch hierbei seine colloidale Natur bewährt und quillt. Hieraus erhellt — was ich bei keinem der früheren Autoren mit genügender Schärfe hervorgehoben finde, — dass zwei Sphaerite, sofern sie aus verschiedener Grundsubstanz bestehen, auch verschiedene Eigenschaften zeigen können, oder, besser gesagt, zeigen müssen, und dass man nicht, was an dem einen beobachtet ist, ohne Weiteres auf alle übertragen darf — wie dies besonders A. Meyer thut, nach dessen Ausführungen (V. p. 100 ff.) zwischen Stärke und Inulin einerseits und Sphaerokrystallen von Eisen-Chlorid oder dergleichen andrerseits kein bemerkenswerther Unterschied bestehen würde.

Eben die Quellbarkeit ist ein wesentliches Merkmal der Inulin-Kugeln gegenüber den Sphaerokrystallen der oben beschriebenen Art; auch die ähnlichen Gebilde von Calcium-Carbonat, die man durch Zusammenfliessen von Calcium-Chlorid- und Kalium-Karbonat-Lösung erhält, und die flachen

[1]) Bezüglich der übrigen Reactionen der Inulin-Sphaerite sei auf Sachs (p. 78) und Prantl (p. 22 ff.) verwiesen; den dortigen Angaben, die sich meist auf Löslichkeit in Säuren, Alkalien, in Chlorzink u. s. w. beziehen, will ich noch hinzufügen, dass dieselben auch von concentrirten Lösungen von Chloralhydrat und salicylsaurem Natron, von verflüssigtem Phenol, von Kalium-Quecksilber-Jodid und Jodkali-Lösung rasch aufgelöst werden.

Sphaerokrystalle [1]), die beim raschen Eintrocknen einer wässrigen oder halbalkoholischen Lösung von Asparagin entstehen können, verrathen von Quellbarkeit keine Spur. Es unterliegt keinem Zweifel, dass alle echten Sphaerokrystalle — und darunter verstehe ich solche, die aus wirklich krystallinischer Substanz bestehen — das gleiche Verhalten zeigen werden, während die ähnlichen Bildungen aus colloidalem Stoff ihrer Natur nach quellbar sein müssen.

Nur in einer Pflanze gelang es mir, Objecte zu finden, die den Inulin-Kugeln ähnlich sind und mit ihnen auch die Quellbarkeit gemein haben: die Knolle von *Cyclamen europaeum* L. enthält sowohl im Frühjahr wie im Herbst neben zahlreichen Stärkekörnern grosse Mengen einer schleimartigen Substanz, die beim Einlegen in Alkohol in Sphaeriten ausfällt, welche im Aussehen denen des Inulins ziemlich nahe kommen, doch sind sie feiner radial gestreift, nicht so tief zerklüftet, von schwächerer Lichtbrechung und Doppelbrechung und viel leichter — schon in 50-procentigem Alkohol — löslich; die Lösung bezw. deren Rückstand giebt keine Reaction mit α-Napthol oder Thymol und Schwefelsäure. Auch ist ihre Volumzunahme bei der Imbibition, der eine rasche Auflösung (durch Abschmelzen, nicht Verquellen) folgt, gering gegenüber der der Inulin-Kugeln, deren Volumen sich auf mehr als das Doppelte vergrössern kann, wie durch Messung vor und nach der Einwirkung des Wassers leicht zu berechnen ist [2]). Es ist schwer zu erklären, dass von Beobachtern wie Nägeli (II, p. 317), Sachs (p. 80), Prantl (p. 11 u. 15) u. A. diese auffallende Erscheinung geleugnet werden konnte.

Allerdings ist den Inulin-Kugeln die Quellung nicht in demselben Sinne zu eigen, wie der Stärke, Gelatine oder anderen Körpern: sie vergrössern ihr Volumen durch Wasser-Aufnahme, wie jene, gehen aber beim Erwärmen oder auf Einwirkung starker Alkalien nicht allmählich in den gelösten Zustand über, zeigen keine Verquellung oder Verkleisterung (A. Meyer's „Lösungsquellung“), sondern schmelzen ab, wie lösliche Krystalle, oder zerfallen in Körnchen, die sich dann ebenso auflösen. Ich habe den Vorgang wiederholt mittels heizbaren Objecttisches verfolgt und dabei stets beobachtet, dass eine weitere Volumen-Zunahme während des Erwärmens nicht stattfindet. Ebenso verhält sich nach W. Nägeli (p. 18) das Amylodextrin, das auch sonst zum Inulin mancherlei Beziehungen zeigt.

Darum dürfte es wohl angebracht sein, zwei Arten der Quellung, ob sie gleich nicht überall scharf geschieden sind, auseinander zu halten; nur die Bezeichnung „Porenquellung“ ist fallen zu lassen, da Quellung nie auf

[1]) Nägeli und Schwendener (p. 359) bezeichnen solche Körper als Discokrystalle.

[2]) Aus naheliegenden Gründen konnten nur je zwei Durchmesser eines jeden Objectes gemessen werden; es ist wohl nicht anzunehmen, dass die Zunahme in der Richtung der optischen Achse von der direkt beobachteten erhebliche Abweichungen zeigen würde.

Porosität beruht [1]). Man könnte etwa, wie dies oben geschehen ist, der „Quellung" schlechthin die „Verquellung" oder „Verkleisterung" gegenüberstellen.

A. Meyer (V, p. 108) war wohl der erste, der die Quellbarkeit des Inulins erkannt hat. Quellbare Sphaerite waren vorher beobachtet von W. Nägeli (p. 18) und Correns (II, p. 357) — im ersteren Falle waren es „Discokrystalle" von Amylodextrin, im letzteren durch Einwirkung von Schwefelsäure auf Caulerpa-Membranen hervorgebrachte Cellulose-Kügelchen; beide Objekte gehören also gleichfalls zu den Kohlenhydraten höherer Ordnung.

§ 9. A. Meyers Trichiten-Theorie. Für die Quellung der Inulin-Sphaerite, wie die der Stärkekörner [2]) nimmt aber A. Meyer, unbekümmert um die Thatsache, dass zahlreiche Sphaerokrystalle nicht quellbar sind, und zahlreiche quellbare Körper keine Sphaerite bilden, die sphaeritische Structur als Ursache an; jene soll dadurch bewirkt werden, dass die beiden genannten Körper aus feinen, radial gestellten und in radialer Richtung mit einander zusammenhängenden Krystall-Nadeln oder „Trichiten" bestehen, zwischen welche das Imbitions-Wasser, die Lücken erfüllend und erweiternd, eingesogen wird. Es würden danach für die „Porenquellung" nur radial gestellte Poren in Betracht kommen können; mit Recht wirft Rothert (l. c. p. 234) dagegen die Frage auf, wie denn durch Einlagerung von Wasser in solche Poren eine Vergrösserung des Korn-Radius möglich sei. Auch bei der „Lösungsquellung" der Stärkekörner würde nach dem V, p. 130 gegebenen Schema nur eine unbedeutende Verlängerung der Trichite stattfinden, die mit der allseitigen starken Volum-Zunahme nicht zu vereinbaren wäre.

Dass das Wasser, das aus dem lufttrockenen Stärkekorn noch ausgetrieben werden kann — und es sind das bis zu 20% des Gesammt-Gewichtes — nicht frei innerhalb eines Trichiten-Gerüstes, ebensowenig wie zwischen Nägeli's Micellen oder eingeschlossen in die unten zu besprechenden Waben Bütschli's existiren kann, geht aus dem Verhalten von Cobalt-Chlorür hervor, von dem man eine schwache Lösung mit Stärkekörnern eintrocknen lässt [3]). Die Körner müssten unter einer jener Annahmen bis zur völligen Austrocknung blass rosenroth erscheinen, wie wasserhaltiges Cobalt-Chlorür; das ist aber nur bei feuchter Witterung der Fall, in halbwegs trockener Luft, oder nach ganz gelindem Erwärmen, wobei noch beträchtliche Wassermengen in den Körnern verbleiben, sind sie von intensiv blauer Farbe, durch welche das Nichtvorhandensein freien Wassers angezeigt wird. Nur wenn der Wassergehalt eine bestimmte Grenze über-

---

[1]) Vgl. u. A. die Definition bei Rodewald (l. c. p. 193): Unter Quellung versteht man das Eindringen von Wasser (oder einer andern Flüssigkeit) in einen festen Körper von der Oberfläche aus, ohne dass in dem Körper Poren oder lufterfüllte Hohlräume makroskopisch oder mikroskopisch wahrnehmbar sind.

[2]) Beiderlei Objecte zeigen so weitgehende Uebereinstimmung, dass sie im Folgenden gemeinsam behandelt werden sollen.

[3]) Concentrirtere Lösungen von Cobalt-Chlorür lassen die Stärke verquellen.

schreitet, vermag das Cobalt-Salz der Stärke soviel Feuchtigkeit zu entziehen, dass es die — unter dem Mikroskop kaum noch wahrnehmbare — blassröthliche Färbung annimmt.

Weiterhin spricht aber gegen A. Meyer's Auffassung der Vergleich der Consistenz trockener und befeuchteter Stärkekörner: erstere sind hart und spröde, letztere gallertartig weich, sie verändern unter Druck ihre Gestalt, um dieselbe, ohne jede Störung des feineren Baues, wieder anzunehmen, wenn der Druck nachlässt. Für ein Gerüst aus lose zusammenhängenden Krystallnadeln liegt solches Verhalten ausser aller Möglichkeit. Die gleiche Eigenschaft kommt auch den Inulin-Sphaeriten zu; die Sphaerokrystalle von Calcium-Phosphat sind im Gegensatz dazu auch in Wasser spröde und zerbrechen leicht in Stücke, denn sie bestehen wirklich aus nicht allzu fest zusammenhängenden Kryställchen.

Grössere Inulin-Kugeln sind freilich durch Druck auch ziemlich leicht zu zertrümmern, weil sie von vornherein schon durch radiale Spalten tief zerklüftet sind und das eindringende Wasser Spuren der Substanz auflöst, worauf sie in keilförmige Fragmente zerfallen. Aus Krystall-Nadeln bestehen und entstehen sie nicht, wohl aber kann zuweilen ein Bild zu Stande kommen, das einem Complex von Nadeln ähnlich sieht, wenn nämlich bei beginnender Auflösung die keilförmigen Stücke am äusseren Ende stärker abschmelzen, oder wenn, wie das im Gewebe nicht selten vorkommt (vgl. u. p. 72), der Sphaerit von einem Mantel von Calcium-Phosphat-Kryställchen umschlossen ist.

§ 10. Verhalten gegen Farblösungen. Die Inulin-Sphaerite, wie auch die Stärkekörner, imbibiren mit dem Wasser auch zahlreiche gelöste Stoffe, die ihnen dargeboten werden, und lassen sich u. a. mit Anilin-Farben durchtränken.

Handelte es sich hierbei um ein Eindringen in Hohlräume, wie Prantl (p. 11) und A. Meyer (V, p. 108) wollen, so müssten doch wohl alle löslichen Farbstoffe annähernd gleiches Verhalten zeigen. Nun sind aber wasserlösliches Nigrosin, Hessisch Purpur, Diamin-Echtroth und Carmin (letzteres in ammoniakalischer Lösung) nicht im Stande, in Inulin-Sphaerite einzudringen — unter dem Mikroskop ist nicht allzuschwer zu entscheiden, ob nur die Spalten den Farbstoff aufnehmen oder die Substanz selbst; beim Verdunsten des Wassers trocknen oben genannte Farbstoffe krustenartig auf den Sphaeriten ein, während bei den übrigen untersuchten Farbstoffen ein Aufnehmen in die Substanz, beim Auswaschen aber auch ein rasches Wiederabgeben stattfindet.

Die oben beschriebenen Sphaerokrystalle von Calcium-Phosphat lassen zwar auch Farbstoffe eindringen, doch ist nur der Kern fähig, dieselben zu speichern, der Krystallmantel, der nothwendig kleine Lücken haben muss, erscheint stets ungefärbt; gegenüber A. Meyer (V, p. 108): „Sphaerokrystalle lassen sich mit Farbstofflösungen durchtränken und speichern Farbstoffe unter Umständen auf" — ist nachdrücklich darauf zu hinzuweisen,

dass nur solche Sphaerokrystalle, die jenen Kern besitzen, zur Speicherung befähigt sind, während die kernlosen sich verhalten wie sonst krystallinische Körper gegen Farblösungen. Auch die Sphaerokrystalle von Calcium-Carbonat, die sehr deutliche radiale Streifung zeigen, lassen Farblösungen so auf sich eintrocknen, wie es Sandkörner oder dergleichen thun würden. Hiernach kann die sphaeritische Structur nicht die Ursache der Farbstoff-Aufnahme, wie der Imbibition überhaupt sein; denn dann müssten folgerichtig alle Sphaerite sich analog, alle Nicht-Sphaerite sich abweichend verhalten.

Vielmehr müssen wir annehmen, dass dem Inulin, wie andern Colloiden, die Fähigkeit zukommt, gewisse Stoffe in seiner eigenen Substanz aufzulösen, während andere Stoffe, wie die oben genannten Farbstoffe, darin unlöslich sind — wie dies ja von jeder Flüssigkeit längst bekannt ist. Die Farbstoff-Speicherung, d. h. das Bestreben, gewisse Farbstoffe in der eigenen Substanz mit höherer Concentration zu lösen, als sie in der umgebenden Flüssigkeit dargeboten sind, scheint nach Prüfung von dreissig verschiedenen Farbstoffen dem Inulin zu fehlen — im Gegensatz zu Stärkekörnern, Zellwänden, Eiweisskörpern und dergleichen.

Im Allgemeinen ähnlich verhalten sich Stärkekörner, die ausser den oben genannten Farbstoffen (Nigrosin, Hessisch Purpur, Diamin-Echtroth und Carmin) auch noch Anilinblau, Congoroth und Cyanin (letzteres ist in Wasser unlöslich und wurde darum in 50-procentigem Alkohol gelöst verwendet) gar nicht aufzunehmen vermögen. Methylenblau dringt auffallend langsam ein, während Bismarckbraun, Säure-Fuchsin, Corallin, Crocein, Eosin, Martiusgelb, Tropaeolin 00 und 000, Methylblau, Indig-Carmin und Haematoxylin leicht aufgenommen, andere Stoffe, wie Fuchsin, Saffranin, Chrysoidin, Malachitgrün, Methylgrün, Jodgrün, Brillantgrün, Gentiana-Violet, Methylviolet, Thionin und spritlösliches Indulin (dieses aus 50-prozentigem Alkohol) sogar aus stark verdünnten Lösungen gespeichert werden.

Dieses durchaus verschiedene Verhalten der Stärkekörner gegenüber verschiedenen Farbstoffen hat auch Salter (l. c. p. 121) nicht beachtet, der nur mit einer geringen Auswahl von Farbstoffen, und wohl in der sonst in der Tinctions-Technik üblichen Weise gearbeitet hat. Bei längerer Einwirkung einer schwachen wässerigen Lösung, ohne Auswaschen, ist die intensive Speicherung der zuletzt genannten Farbstoffe gar nicht zu verkennen. Da andere, die vorher genannt wurden, überhaupt nicht in die Stärkesubstanz einzudringen vermögen (übrigens auch nicht in angeschnittene Körner, so dass die Erscheinung nicht durch eine undurchlässige Aussenschicht erklärt werden kann), so ist sehr wohl der Färbung ein selectiver Charakter zuzusprechen. — (Beiläufig sei bemerkt, dass sich die die Stärke nicht färbenden Stoffe ganz besonders für Untersuchung der Leucoplasten eignen dürften.)

Wären Inulin-Sphaerite und Stärkekörner, wie Nägeli (I, p. 344 ff.) und in anderer Form auch A. Meyer (V, p. 216) annehmen, aus Krystallen,

aufgebaut, die vom Imbibitons-Wasser nur umspült werden, dann wären die soeben beschriebenen Beobachtungen völlig unerklärlich. Nach A. Meyer stehen ja die „Trichite" und deren Zwischenräume noch an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit; wären die Molecüle der zuerst genannten Farbstoffe so gross, dass sie in die Poren nicht einzutreten vermöchten, so müsste man folgerichtig erwarten, bei genügend starker Vergrösserung die einzelnen Nigrosin-, Congorot-, oder anderen Molecüle im Lösungswasser zu sehen. Einwandsfreier wäre Nägeli's Deutung, da die Micellen und Micellar-Interstitien seiner Hypothese weit jenseits der Sichtbarkeit liegen; da aber Inulin und Stärke an sich schon sehr grosse Molecüle besitzen und diese nach Nägeli obendrein zu den Complexen, die er zuerst als Molecüle, später als Micellen benannt hat, vereinigt sind, so müssten die Molecüle jener Farbstoffe immerhin noch verhältnissmässig ganz ungeheure Dimensionen haben, wenn für deren Eindringen die Zwischenräume zu eng sein sollten. Denn das Imbibitions-Wasser macht dem Volumen nach mehr als die Hälfte des ganzen Körpers aus, woraus sich die ungefähre Grösse der mit Wasser erfüllten Zwischenräume im Verhältniss zu der der Micellen leicht abschätzen lässt. Auch müssten ja nach Nägeli's Intussusceptions-Theorie (I, p. 213 ff.) die Micellar-Interstitien weit genug sein, um den grossen Stärke-Molecülen freie Bewegung zu gestatten.

Und wie verträgt sich mit der angeblich echt krystallinischen — nicht krystalloidischen — Natur der Micellen oder Trichite die Erscheinung der Farbstoff-Speicherung? Diese ist doch wohl eine weit verbreitete Eigenschaft colloidaler Substanzen, nicht aber echter Krystalle oder capillarer Hohlräume.

Dagegen ist zu betonen, dass Flüssigkeiten der Speicherung fähig sind: Chloroform nimmt bekanntlich mit grosser Begierde Jod aus wässerigen Lösungen auf, das Gleiche kann man an Nelkenöl und schwacher Cyanin-Lösung beobachten.

Sind mit Farblösungen durchtränkte Inulin-Sphaerite oder Stärkekörner lufttrocken geworden — sie enthalten dann immer noch 15 bis 20% Wasser! — so ist starker Alkohol oder Nelkenöl nicht mehr im Stande, sie zu entfärben[1]); andererseits werden Farbstoffe aus wasserfreien Lösungen, wie aus Alkohol oder Nelkenöl, nicht aufgenommen. Warum dringt nicht wenigstens der Alkohol, der doch mit Wasser leicht mischbar und zum Eintritt in enge Hohlräume mehr als dieses befähigt ist, in die Zwischenräume ein, wenn solche vorhanden sind?

Solches gilt aber nicht bloss von Farbstoffen, sondern auch von anderen Substanzen, die imbibirt werden können. So liess ich verdünnte Essigsäure[2]) auf Stärkekörnern eintrocknen und behandelte letztere wiederholt mit starkem Alkohol, bis dieser keine saure Reaction mehr zeigte; darauf wurde die

[1]) Ebenso verhalten sich Protein-Krystalloide, gefärbte Gelatine, manche Zellenmembranen u. s. f.

[2]) Eisessig scheint kaum einzudringen, bewirkt mindestens keine Quellung.

Stärke noch einige Tage seiner Einwirkung ausgesetzt, wobei keine nachweisbare Spur der Säure in den Alkohol überging. Brachte ich nun eine kleine Probe der Körner auf blaues Lakmus-Papier und setzte einen Tropfen Wasser oder 50-procentigen Alkohol zu, so trat sofort lebhafte Rothfärbung ein.

§ 11. Stärke und Jod. Auch das Verhalten der Stärkekörner zu Jod (Inulin gibt bekanntlich hiermit gar keine Reaction) unter Mitwirkung von mehr oder weniger Wasser will zu Nägeli's und A. Mayer's Anschauungen wenig passen. Bekanntlich ist nur wasserhaltige Stärke im Stande, die charakteristische Blaufärbung einzugehen; trocknet man Kartoffelstärke, die durch stark mit Wasser verdünnte Jodtinctur gefärbt ist, bei gewöhnlicher oder etwas erhöhter Temperatur, so wird sie braun, um bei Befeuchten mit Wasser über violette Töne zu dem anfänglichen reinen Blau zurückzukehren. Das Auftreten der violetten und braunen Färbung auf das Vorhandensein von Jodwasserstaff-Säure (vgl. Nägeli und Schwendener, p. 514) zurückzuführen, ist nicht wohl möglich; diese müsste sich ja erst beim Verdunsten des Wassers bilden, bei Wiederaufnahme von Wasser verschwinden! Nach wochenlangem Liegen in Jodwasser konnte an Kartoffel-Stärke noch dieselbe rein blaue Färbung beobachtet werden, wie am frischen Präparat; wo blieb hier die Jodwasserstoff-Säure? Lufttrockene, also noch etwa 20% Wasser enthaltende Stärke ist nicht im Stande, aus wasserfreien Lösungen, wie aus absolutem Alkohol, Xylol, Chloroform oder Kohlenstofftetrachlorid, auch nur eine Spur von Jod aufzunehmen; haucht man aber vor der Befeuchtung mit jenen Lösungen die Stärkekörner an, so dass sie annähernd den gleichen Wassergehalt haben, als wenn sie selbst im Wasser lägen, doch ohne dass ihnen solches äusserlich anhaftet, so nehmen sie langsam und unter allmählicher Blaufärbung Jod auf[1]). Deuten wir diese Erscheinungen nach Nägeli's und A. Meyer's Krystall-Theorie, so gelangen wir zu dem Schluss: Jodhaltige Stärke-Krystalle sehen braun aus, wenn sie von einer kleineren, blau, wenn sie von einer grösseren Wassermenge umspült werden — und das erscheint mir wenig glaublich.

Besser werden, wie ich meine, die Dinge erklärt durch die Annahme, dass eine chemische Anziehung zwischen den Molecülen der Stärke und denen des Wassers besteht (ähnlich etwa dem Verhalten des Krystallwassers) und dass infolge molecularer Verschiedenheit die wasserhaltige Amylose andere physikalische Eigenschaften zeigen muss, als die im lufttrockenen Zustand befindliche; nur die erstere ist im Stande, gelöste Farbstoffe aufzunehmen, einige aus verdünnter Lösung zu speichern, während andere in

[1]) Eigenthümlich verhalten sich Stärkekörner gegen die Lösung von Jod in Nelkenöl; hier zeigten sie sich erst nach schärferem Austrocknen, im Wärmeschrank bei 60°, unfähig, Jod aufzunehmen, während sie im bloss lufttrockenen Zustand Jod mit brauner Farbe speicherten; wurde im letzteren Fall das Nelkenöl mit Alkohol entfernt und Wasser zugesetzt, so fand auch hier ein rascher Uebergang über Violet in Blau statt.

der Stärkesubstanz unlöslich sind; Jod, das bekanntlich in verschiedenen Flüssigkeiten gelöst, verschiedene Farben hervorbringt, ist nur in der wasserreichen Substanz mit blauem Farbenton löslich, im trockenen Korn scheint es in feinster Vertheilung in festen Zustand überzugehen, der dann die braune Färbung verursacht[1]).

Ob es sich bei der Jod-Stärke-Reaction um eine Lösung des Jods in Amylose, wie A. Meyer (V, p. 23) will, handelt, oder um eine chemische Verbindung beider, bleibe dahingestellt. Eine gegenseitige Anziehung auf grosse Entfernung ist sicher vorhanden, die Neigung, das Jod aufzunehmen und festzuhalten, ist so gross, dass eine gewisse chemische Verwandtschaft schwerlich in Abrede gestellt werden kann. Andrerseits sind aber Lösung und Verbindung zwei Begriffe, die nahe Berührungspunkte zeigen; wie nicht zwei beliebige Körper eine chemische Verbindung eingehen können, so ist auch nicht jede Substanz in jeder Flüssigkeit auflösbar. Eine gegenseitige moleculare Beziehung ist desshalb auch für die Lösung anzunehmen, was sich u. a. darin ausspricht, dass jedes Lösungs-Verhältniss eine (sc. bei gegebener Temperatur) feststehende obere Grenze hat. Bei der oben erwähnten Speicherung von Anilinfarben, die der Stärke mit anderen Colloiden gemeinsam ist, liegt wohl sicherlich eine Lösung vor, und doch saugen die Stärkekörner den Farbstoff mit einer Energie ein, die auf eine chemische Verwandtschaft hindeuten könnte.

§ 12. Die Quellung als rein molecularer Vorgang. Nach alledem ergibt sich mit grösster Wahrscheinlichkeit, dass es sich bei der Imbibition und Quellung nicht um ein capillares Eindringen chemisch frei bleibenden Wassers, sondern um eine Bindung des letzteren handelt, wenngleich diese Bindung an sich ziemlich lose ist (das ist aber auch beim Krystallwasser zahlreicher Salze der Fall) und mit zunehmendem Wassergehalt, unter gleichzeitigem, allmählichem Uebergang in den Zustand der Lösung, zu der die Quellung in enger Beziehung steht, immer lockerer wird. Im Allgemeinen werden wir uns somit die Quellung nach der von Nägeli (I, p. 332 ff.) entwickelten Theorie vorstellen dürfen, nur mit dem Unterschied, dass an die Stelle seiner Micellen Molecüle (nach dem heutigen Sprachgebrauch) zu setzen sind, und dass die Wasserhüllen diese Molecüle nicht bloss räumlich umgeben, sondern in Folge chemischer Angliederung derart auf den Charakter derselben einwirken, dass die physikalischen Eigenschaften der Substanz bei Zu- oder Abnahme des Wassergehaltes Aenderungen unterliegen. Die Substanz des Colloids ist mit dem Imbibitionswasser so innig gemischt, dass ein neuer, halbflüssiger Körper resultirt, der sowohl von der trockenen Substanz als vom reinen Wasser verschieden ist.

Der allmähliche Uebergang in den gelösten Zustand, der den meisten

[1]) Ich möchte diese Annahme nicht allzu sicher hinstellen, da die oben erwähnten Versuche mit Jod und Nelkenöl dagegen zu sprechen scheinen, und Jod auch mit brauner Farbe löslich ist.

Colloiden eigen ist, wäre dann durch gleichmässiges Anwachsen der Wasserhüllen zu erklären, durch welches die gegenseitige Cohäsion der Molecüle immer geringer wird, um zuletzt ganz zu schwinden.

Für die Anschauung, die molecularen Beziehungen die Hauptrolle bei der Quellung zuweist, spricht aber noch ein anderer, längst allgemein bekannter Umstand: Die Erscheinung der Quellung ist nur an ganz bestimmte Stoffe geknüpft, und zeigt sich an diesen wiederum nur bei Zutritt einer ganz bestimmten Flüssigkeit. Unter all den chemischen Verbindungen, die bei mittlerer Temperatur in flüssigem Zustand existiren, steht das Wasser hinsichtlich seiner physikalischen Eigenschaften nicht so völlig isolirt da, dass nicht irgend eine Flüssigkeit es sollte vertreten können. Da aber Inulin, Stärke, Cellulose, Gummi, Gelatine u. s. w. nur bei Berührung mit Wasser, Kautschuk und ähnliche Körper nur in Alkohol oder anderen wasserfreien Medien quellbar sind, so ist die Deutung der Quellung durch Capillarität unhaltbar, und kommen alle Versuche mit Glasplättchen oder dergleichen, bei denen verschiedene Flüssigkeiten ähnliche Resultate geben, für Erläuterung des Quellungs-Problems nur in Betracht als Beweise dafür, dass jene Erscheinungen und die der Quellung heterogene Dinge sind.

§ 13. Bütschli's Waben-Theorie. Gegen eine solche Annahme ist die von Bütschli (I, p. 22) erwähnte Möglichkeit der Auspressung von Flüssigkeit aus gequollenen Körpern nicht als Gegengrund anzuführen. Bütschli arbeitete mit Gelatine oder Agar, die 90 bis 99% Wasser enthielten, also schon stark dem Zustand der Lösung genähert waren. Die Bindung zwischen so wenig Substanz und so viel Wasser kann naturgemäss nur noch eine sehr lose sein; bei höherem Gehalt an Substanz konnte auch Bütschli kein Wasser mehr herauspressen.

Es ist hier wohl am Ort, auch auf die Quellungs-Theorie einzugehen, die Bütschli (vgl. I, II, III, V, VI des Literatur-Verzeichnisses) auf der „Waben- oder Schaumstructur“ der betreffenden Körper aufgebaut hat, und gegen die schwere Bedenken vorzubringen sind. Zunächst scheint es mir nicht statthaft — wenn selbst die äusserliche Aehnlichkeit grösser wäre, als sie in der That ist — die dem Protoplasma wohl sicher zukommende Structur auf alle möglichen Körper zu übertragen. Das Protoplasma ist denn doch „ein ganz besondrer Saft“ und von Inulin-Sphaeriten und Plagioklas-Krystallen sicherlich himmelweit verschieden. Schaumstructur kann aber in verschiedener Weise entstehen. Wenn eine Colloid-Lösung derart eintrocknet, dass ihre Oberfläche früher fest wird als ihr Inneres und somit der natürlichen Zusammenziehung nicht mehr zu folgen vermag, oder wenn eine zähflüssige Masse derart durch Gerinnung erstarrt, dass sie ihre Gestalt nicht mehr wesentlich ändern kann, so müssen bei weiterem Verdunsten des Lösungsmittels selbstverständlich Hohlräume im Innern entstehen, die mehr oder weniger deutlich eine schaumige Structur erzeugen können (vgl. Bütschli IV, p. 232 ff.). Dass diese aber zur Quellung in keinem ursächlichen Zusammenhang steht, lehrt der Umstand, dass diese

Hohlräume sich mit Luft füllen, sofern der Körper für diese durchlässig ist, und dass die ausgetrocknete Substanz bei Wasserzutritt quillt, ohne dass — oder doch bevor — die Luftblasen verdrängt werden. Auch hat ja gerade Bütschli gezeigt, dass zahlreiche nicht quellbare Körper „wabige" Structur besitzen; andrerseits lassen viele quellbare Körper eine solche Structur nicht erkennen. Uebrigens habe ich auch an Inulin-Sphaeriten wie an Stärkekörnern, Zellhäuten oder dergleichen niemals einen wabigen Bau wahrnehmen können.

Allerdings könnte ja dieser Bau, unabhängig von der sichtbaren Structur, den quellbaren Körpern zu eigen sein, jedoch jenseits der mikroskopischen Sichtbarkeit liegen. Dann wäre zu erklären, wie es denn kommt, dass die Bläschen, aus denen die Substanzen bestehen, bei der Quellung so ungeheure Druckkraft zu entwickeln vermögen. Diese Kraft leitet B. (V, p. 46) davon her, dass die Bläschen etwas von der Substanz gelöst enthalten und das Wasser somit osmotisch eingesogen wird; B. sucht das damit zu beweisen, dass gequollene Körper in wasserentziehenden Medien, wie in Alkohol oder starken Salzlösungen, ihr Volumen verringern.

Dass ein wasserhaltiger Körper bei Wasser-Entziehung der Schrumpfung unterliegt — ist damit irgend etwas für oder gegen Osmose bewiesen? Schwerlich wohl! Dem gegenüber dürfte die Frage interessiren: wie verhalten sich denn trockene Colloide gegen Salzlösungen oder dergleichen? Lufttrockene Stärkekörner vergrössern zwar ihr Volumen nicht, wenn sie mit starkem Alkohol oder wasserfreiem Glycerin, mit gesättigter Lösung von Calcium- oder Zink-Chlorid in Berührung kommen, ihre wasseranziehende Kraft ist schwächer, als die der letzteren beiden Reagentien, und die beiden ersteren Flüssigkeiten sind eben nicht im Stande, Quellung hervorzurufen. Die Körner quellen aber deutlich auf, wenn man obige Flüssigkeiten mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnt, sie quellen in concentrirter, ca. 30-procentiger Chlornatrium-Lösung, und verquellen zu unförmlichen Klumpen, wenn man sie mit gesättigter Cobaltchlorür- oder Jodkali-Lösung behandelt.

Nach Bütschli müsste also in den Waben der Stärkekörner eine Lösung enthalten sein, die den recht beträchtlichen osmotischen Leistungen genannter Flüssigkeiten gewachsen und den letzteren noch Wasser zu entziehen im Stande ist. Durch Pfeffer (II, p. 73 ff.) ist zwar festgestellt worden, dass die osmotische Kraft colloidaler Körper sehr gering ist; auf die äusserst geringe osmotische Kraft concentrirter Inulin-Lösung wurde oben (p. 57) hingewiesen; damit wäre der zehn und mehr Atmosphären betragende Druck, den manche Substanzen bei der Quellung erzeugen, schwer vereinbar. Diesem Einwand begegnet B. mit dem Hinweis, dass in den Wandungen seiner Waben so sehr viel dünnere Häutchen vorlägen, als in den Niederschlags-Membranen von Ferrocyan-Kupfer, mit denen Pfeffer experimentirte, und dass dadurch wesentlich andere Verhältnisse gegeben seien, als in jenen Versuchen. Irgend ein Beweis dafür, dass das osmotische Grundgesetz bei

dünneren oder dickeren Membranen sich in verschiedener Weise äussere, liegt indess nicht vor, und die Untersuchungen von de Vries, auf die in den nachstehenden Zeilen hinzuweisen sein wird, sind an lebenden Zellen gemacht, deren Plasmahaut sich auch nicht durch besondere Dicke auszeichnet.

Greifen wir aus den von de Vries angestellten Beobachtungen und Berechnungen diejenigen heraus (vgl. II, p. 252 und III, p. 393) aus denen hervorgeht, dass Lösungen von Glycerin, $C_3H_8O_3$, Dextrose, $C_6H_{12}O_6$, Rohrzucker, $C_{12}H_{22}O_{11}$, und Raffinose, $C_{18}H_{32}O_{16} + 5\ H_2O$, dann isotonisch sind, wenn sie in einer gleichen Wassermenge eine gleiche Zahl Molecüle enthalten; die Molecular-Gewichte genannter Stoffe verhalten sich sehr annähernd wie 1 : 2 : 4 : 6, es werden also Lösungen von 1% Glycerin, 2% Dextrose, 4% Saccharose und 6% Raffinose gleichen osmotischen Druck ausüben. Nehmen wir ferner an, dass die Stärke sich zu obiger Reihe bezüglich der Osmose so verhält, wie ihr Molecular-Gewicht es vorschreibt, und beachten wir die experimentell leicht festzustellende Thatsache, dass lufttrockene Stärkekörner ihr Volumen beträchtlich vergrössern, wenn man sie mit einer Mischung gleicher Raumtheile von wasserfreiem Glycerin und Wasser befeuchtet, die somit etwa 56% Glycerin und 44% Wasser, oder annähernd 1 Molecül Glycerin auf 4 Molecüle Wasser enthält. Mit dieser Flüssigkeit müsste der Inhalt der Waben, der aus wässriger Stärke-Lösung zu bestehen hätte, isotonisch sein; dies wäre erreicht, wenn hier in 4 Mol. Wasser 1 Mol. Stärke gelöst wäre. Das geringste Molecular-Gewicht, das wir der Stärke zuschreiben dürfen, ist von Rodewald (l. c.) in der Formel: $27.\ C_6H_{10}O_5 = C_{162}H_{270}O_{135}$ gegeben[1]); dieser entspricht ein Molecular-Gewicht von 4374, die Stärke-Lösung in den Waben würde also auf 4 Mol. Wasser, = 72 Gewichtstheile, 1 Mol. Stärke = 4374 Gewichtstheile enthalten, das gäbe eine Lösung von 60 g Stärke in 1 g Wasser! Es ist aber das lufttrockene Stärkekorn, das bis zu einem Fünftel seines Gewichts aus Wasser besteht, ein harter, spröder Körper, und die Stärke selbst beim Erwärmen bekanntlich nur in grossen Mengen Wasser löslich.

Nehmen wir aber umgekehrt an, die Stärke wäre in der Waben-Flüssigkeit bis zu 1% gelöst — in Wahrheit ist sie im kalten Wasser so gut wie unlöslich — so müsste diese Lösung dem 56-prozentigen Glycerin isotonisch sein, d. h. einer Flüssigkeit, die auf 100 g Wasser 126,4 g Glycerin enthält. Nach dem oben citirten Gesetz ergäbe sich daraus der Schluss, dass das Molecular-Gewicht der Stärke zu dem des Glycerins (= 92) sich verhält wie 1 : 126,4, das erstere wäre somit = 0,728, d. i. weniger als ein Wasserstoff-Atom; oder es müsste, das Molecular-Gewicht der Stärke wie oben zu 4374 angenommen, die osmotische Kraft eines Stärke-Molecüls mehr als 6000 mal grösser sein als die eines Glycerin-Molecüls.

---

[1]) Andere Autoren nehmen ein vielmal grösseres Molecül an!

Auch ist schwer zu erklären, warum es noch nicht gelungen ist, aus Stärke, Cellulose oder dergleichen den doch jedenfalls in grösserer Menge vorhandenen, in kaltem Wasser löslichen Bestandtheil zu isoliren (vgl. Steinbrink, l. c., p. 33). Und wie sollen wir es uns vorstellen, dass beim Wieder-Erstarren eines gelösten Colloids die Waben sich neu bilden, und eine jede ihren Antheil an jenem löslichen Stoff wiederum einschliesst, um bei erneuter Befeuchtung abermals quellen zu können? Die minder lösliche Modification müsste doch zuerst ausfallen und die leichter lösliche sich auf jener niederschlagen. Dass Gelatine und ähnliche Körper unter gegebenen Umständen nicht völlig homogen, sondern mit netzig-runzeliger Structur erhärten, beweist doch auch nicht, dass diese „Waben" allen Colloiden eigenthümlich, und dass sie Ursache der Quellung sind. Vor Allem räthselhaft aber bleibt die Kraft, die mit einem Druck von mehreren Atmosphaeren das Wasser in die Waben treiben soll, die, weil sie geschlossene Hohlräume sind, auch nicht capillar wirken können.

§ 14. Radial-Structur und Schichtung der Inulin-Sphaerite. Haben wir also nach dem oben Gesagten in der Quellung ein scharfes Merkmal der Inulin-Sphaerite gegenüber ähnlichen Gebilden, die uns in Pflanzentheilen begegnen können, so ist weiterhin ihre Structur, insbesondere ihre tiefe Zerklüftung durch radiale Spalten, bei übrigens hyaliner Beschaffenheit, ihnen allein gegenüber andern Objecten eigen. Kleinere Exemplare sind übrigens meist völlig glatt, und ihre Radial-Structur nur an der Doppelbrechung erkennbar.

Jene radialen Spalten verdanken aber ihre Entstehung dem Umstande, dass die Substanz, nachdem sie bereits ziemlich fest geworden, beim weiteren Erstarren unter Wasser-Abscheidung sich noch mehr zusammenzieht, und zwar wesentlich in tangentialer Richtung, wobei natürlich eine Trennung in keilförmige Stücke stattfinden muss. Stärkere Schrumpfung in Richtung der Tangente beobachtete auch W. Nägeli (p. 18) an seinen Amylodextrin-Scheibchen.

Zuweilen ist an unseren Objecten auch eine Schichten-Bildung zu beobachten. Einestheils kann dieselbe darin bestehen, dass mit dem Inulin andere Stoffe des Zellinhaltes erstarrt sind, die nun, verursacht durch verschiedenen Grad der Löslichkeit, die von mehreren Autoren beschriebene Erscheinung hervorrufen, dass bei Wasserzutritt die Schichten deutlicher hervortreten, ja gelegentlich sich von einander trennen können. Als fremde Beimengung dürfte in erster Linie wiederum Calcium-Phosphat vorkommen, das wenigstens in *Dahlia*-Knollen reichlich auftritt (vgl. Leitgeb I, p. 130) und namentlich in der Nähe der Schnittfläche gern in Sphaeriten auskrystallisirt. Manchmal findet man im Gewebe Sphaerite, die im Innern ziemlich reines Inulin enthalten, von einer dicken Schale umgeben, die körnig und schwach doppelbrechend erscheint, und die nach Behandlung mit Schwefelsäure, wobei der Inulin-Kern herausgelöst wird, als ein sehr lockeres Aggregat kleiner Kryställchen übrig bleibt. Da diese Zone sich mit Fuchsin

u. a. färbt, so ist anzunehmen, dass sie neben dem Kalksalz auch Eiweiss enthält, welches bekanntlich in Schwefelsäure unlöslich ist.

Eine andere Ursache der Schichten-Bildung ist dann gegeben, wenn ein Sphaerit durch Anlagerung neuer Substanz wächst, diese Anlagerung aber zeitweise unterbrochen wird. Findet dieselbe continuirlich statt, so ist zu einer Trennung von Schichten keine Veranlassung, die neuen Molecüle fügen sich gleichmässig der Masse an und verwachsen mit derselben. Tritt aber hierin ein Stillstand ein, ist die Oberfläche des Sphaeriten soweit erstarrt, dass eine Verschmelzung mit den neu herantretenden Massentheilchen nicht mehr möglich ist, so wird bei öfterer Wiederholung ein schaliger Bau entstehen, in dem die Schichten sich zwar nahe berühren, aber leicht von einander trennbar sind [1]).

§ 15. Doppelbrechung und Krystallnatur. Mehrfach war in obigen Ausführungen von der dem Inulin eigenen Doppelbrechung die Rede. Dieselbe ist bei kleineren Objecten meist sehr schwach, aber gerade darum geeignet, solche von stärker doppelbrechenden, krystallinischen Bildungen zu unterscheiden.

Nur grössere Massen geben zwischen gekreuzten Nicols bunte Farben, bis 50 μ Durchmesser und darüber zeigen sie das orthogonale schwarze Kreuz auf weissem Grunde. Nach Einschaltung eines Gyps-Plättchens, Roth I. Ordnung, beobachtet man lebhafte Interferenz-Farben, und zwar entspricht die Stellung der gelben und blauen Quadranten genau der für die Stärkekörner bekannten, die grössere Elasticitäts-Achse liegt parallel dem Kugelradius, wie dies schon Nägeli (II, p. 319) für die Sphaerokrystalle von *Acetabularia* beschreibt. Später hat sich hier ein eigenthümlicher Irrthum eingeschlichen und weiter verbreitet: bei Nägeli und Schwendener (p. 359), Ambronn (p. 35) und anderwärts ist die Angabe zu finden, Inulin-Kugeln verhielten sich hinsichtlich der optischen Elasticität umgekehrt wie Stärkekörner. Ich habe darum aus den verschiedensten Pflanzen stammende und in verschiedenster Weise erzeugte Inulin-Sphaerite mit Stärkekörnern verschiedenster Herkunft verglichen, bei allen diesen Objecten aber stets die gleiche Erscheinung beobachtet.

Selbstverständlich besteht nun hier eine Beziehung zwischen der sphaeritischen Structur und der ungleichen optischen Elasticität. Während in echten Sphaerokrystallen auch die kürzere Achse parallel dem Kugelradius sein kann, ist hingegen das Verhalten der Inulin-Sphaerite durch die oben erwähnte Zusammenziehung in tangentialer Richtung bedingt, ihr entspricht die Art der Doppelbrechung. Letztere ist bekanntlich nicht allein den Krystallen eigenthümlich; die Krystallform an sich ist keinesfalls als Ursache der ungleichen optischen Dichte aufzufassen, vielmehr tritt diese überall da in Erscheinung, wo in verschiedenen Richtungen eine verschiedene Ver-

---

[1]) Ueber ähnliche Erscheinungen an echten Krystallen vgl. Rosenbusch, I. Bd. p. 41 ff.

theilung der Druckspannung sich geltend macht, welche nicht nothwendig mit krystallinischem Charakter verbunden sein muss. Doppelbrechung kann einem Körper an sich eigen sein oder künstlich hervorgerufen werden. Erzeugt man dieselbe durch Druck oder Zug an einem festen Körper, z. B. einem Glaswürfel oder Gelatinestreifen, so verschwindet die Erscheinung, sobald die mechanische Einwirkung aufhört; wo aber eine amorphe Substanz aus dem flüssigen in den festen Zustand übergeht, während gleichzeitig ein Zug oder Druck auf sie ausgeübt wird, oder indem sie selbst während des Erstarrens sich in einer bevorzugten Richtung zusammenzieht, so wird die Doppelbrechung zu einer dauernden Eigenschaft des Körpers. Als Beispiel möge für den ersteren Fall Canada-Balsam gelten, der geschmolzen und in Fäden ausgezogen, während der Zugwirkung erhärtet — für den zweiten Fall ein Gelatine-Tropfen, den man auf einem Korkstückchen eintrocknen lässt und darauf mit dem Rasirmesser senkrecht zur Oberfläche in Schnitte zerlegt: ersteres Object zeigt die längere optische Achse parallel der Zugrichtung, in letzterem liegt die kürzeste Achse parallel der Richtung, in welcher der Tropfen sich zusammengezogen hat — also im gleichen Sinne, als wenn Zug oder Druck noch thätig wären [1]).

Auch sei hier auf ein pflanzliches Präparat hingewiesen, das als doppelbrechendes Colloid Interesse verdient: ich meine die Schleimklumpen, die in Orchideen-Knollen [2]) durch Einlegen in Alkohol gewonnen werden können. Diese erscheinen, in wasserfreien Medien bei gekreuzten Nicols mit Gyps-Plättchen untersucht, bei unregelmässiger Form auch mit regelloser Vertheilung der Interferenz-Farben; lässt man zu dem in Alkohol liegenden Object Wasser zufliessen, so runden sich die Massen unter gleichzeitiger Volum-Zunahme zu Kugeln ab, die nun abwechselnd gelbe und blaue Quadranten zeigen, und zwar in umgekehrter Anordnung wie Inulin-Sphaerite oder Stärkekörner: die grössere Achse liegt tangential. Bei zunehmender Verquellung wird die Doppelbrechung allmählich schwächer und verschwindet zuletzt ganz. Die Umordnung der Interferenz-Farben wäre, falls die Körper aus doppelbrechenden Kryställchen bestehen sollten, in dreierlei Weise erklärbar: entweder müssten in jedem Klumpen theils solche Krystalle, die bei Wasser-Zutritt ihre optischen Achsen umtauschen, theils solche, die dieselben beibehalten, in grösseren Gruppen nebeneinander liegen; oder es müssten gewisse Complexe sich um ca. 90° herumdrehen, während andere ihre Lage bewahren; oder an gewissen Stellen müssten die Kryställchen, jedes für sich, eine Viertel-Wendung ausführen. Ich wüsste kaum anzugeben, welche von diesen drei Annahmen die unwahrscheinlichste wäre; durch ungleichmässige, in Folge der Quellung sich in einheitlichem Sinne ausgleichende Spannung,

---

1) Bekanntlich zeigen auch die Zellhäute, die ja unter einem sie ausdehnenden Turgordruck entstanden sind, die Doppelbrechung im Sinne eines tangentialen Zuges.

2) Ich arbeitete mit *Xylobium squalens* Lindl. und *Lycaste gigantea* Lindl.

hervorgerufen durch unregelmässige Schrumpfung, erklärt sich der Vorgang fast von selbst.

Sollten aber Canada-Balsam, Gelatine und Pflanzen-Schleim noch nicht genügend über den Verdacht krystallinischer Natur erhaben sein, so sei darauf hingewiesen, dass auch Flüssigkeiten deutliche Doppelbrechung zeigen, freilich, da innerhalb einer Flüssigkeit jeder Druck sich nach allen Seiten gleichmässig vertheilt, nur in Folge der Oberflächen-Spannung. Zwischen Deckglas und Objectträger befindliche Luftblasen geben geeignete Objecte, besonders da, wo ihrer zwei einander genähert sind. Die Beobachtung gelingt am leichtesten in zähflüssigen Medien, wie Glycerin, Gummi-Lösung, Schwefelsäure; doch auch die leichter beweglichen Flüssigkeiten, wie Wasser, Alkohol, Xylol, zeigen die Erscheinung, letzteres sogar besonders glänzend, nur ist es hier schwer, zwei Luftblasen zu beobachten, die nicht alsbald in eine zusammenfliessen [1]).

Ist somit nicht zu leugnen, dass das Vorhandensein von Doppelbrechung für die krystallinische Natur eines Objectes gar nichts beweist, so drängt sich die Frage auf, mit welchem Rechte denn überhaupt die Erstarrungsform des Inulins als „Sphaerokrystall" bezeichnet wird. Die oben besprochene Quellbarkeit und die Fähigkeit, in die eigene Substanz zahlreiche wasserlösliche Stoffe aufzunehmen und wieder abzugeben, unterscheidet die Inulin-Sphaerite wie die Stärkekörner scharf von ähnlichen Körpern krystallinischer Natur und reiht sie den Colloiden an. Der hierin ausgesprochene Gegensatz wird dadurch nicht aufgehoben, dass wir Objecte kennen, die colloidal und quellbar sind, auch Farbstoffe speichern, dabei aber Krystallform besitzen: die bekannten Protein-Krystalloide, über deren Classification die Ansichten weit auseinander gehen. Ist ihnen einerseits scharf-eckige Krystallform eigen, und ist es möglich, sie aus Lösungen umzukrystallisiren, so sind andrerseits die grosse Verschiedenheit ihrer Winkel und Achsen-Verhältnisse, die dazu bei Wasser-Aufnahme oder -Abgabe ihre Werthe verändern, die Fähigkeit, zu quellen und allmählich in Lösung zu gehen, wobei die ohnehin schwache Doppelbrechung — fast völlig schon bei Benetzung — verschwindet [2]), und die Erscheinung der Farbstoff-Speicherung Merkmale genug, um die Anschauung zu rechtfertigen, die sie als besondere Gruppe den echten Krystallen gegenüberstellt; von Kalkspat- oder Kochsalz-Krystallen sind sie eben doch durch eine tiefe Kluft geschieden.

Das freilich hat das Inulin mit krystallisirenden Substanzen gemein, dass es überhaupt in begrenzten Körpern, die auch nach Art der Krystalle wachsen können, aufzutreten vermag, und in erwärmtem Wasser, ohne Verquellung, rasch aufgelöst wird, während z. B. Gelatine oder ähnliche

[1]) Ueber Polarisations-Erscheinungen an nicht krystallinischen Körpern vgl. auch N. J. C. Müller l. c.

[2]) Zur Untersuchung dienten Microtom-Schnitte durch Cotyledonen von *Bertholletia excelsa* H. et B.

Substanzen völlig homogen eintrocknen und ganz allmählich wieder in Lösung gehen. Vielleicht ist die rasche Auflösung des Inulins beim Erwärmen darauf zurückzuführen, dass die Molecüle bei einer gewissen Temperatur sich in kleinere spalten, und dass mit dem geringeren Molecular-Gewicht die Substanz den colloidalen Charakter verliert.

Die in Alkohol-Material, ebenso wie in Glycerin-Präparaten zu beobachtenden Sphaerite scheiden sich zunächst als Tropfen ab, die, ohne ihre Form zu verändern, erstarren; die letztere ist also nicht durch einen Krystallisations-Vorgang bedingt. Die durch tangentiale Zusammenziehung verursachten, die Kugel durchsetzenden radialen Spalten und Risse beweisen gleichfalls nichts für Krystallnatur; denn solche auf der Oberfläche senkrecht stehenden Klüfte können allenthalben bei erhärtenden Massen sich einstellen: es wird z. B. Niemand im Ernst behaupten wollen, die oft recht regelmässigen, sechsseitigen Prismen, in die eine Basalt-Decke während des Ueberganges aus dem flüssigen in den festen Aggregat-Zustand sich gespalten hat, stellten eine dem Basalt eigenthümliche Krystallform dar.

Aus wässerigen Lösungen fällt das Inulin nur dann in Sphaeriten aus, wenn eine übersättigte Lösung längere Zeit sich selbst überlassen bleibt, bei raschem Eindampfen entstehen amorphe Krusten. Kleine Sphaerite bilden sich auch, wenn man eine schwächere Lösung vorsichtig mit Alkohol übergiesst und tagelang ohne Erschütterung stehen lässt; bei rascher Einwirkung des Alkohols erhält man äusserst feinkörnige, formlose Niederschläge. Aehnliches beobachtet man beim Eintrocknen eines Tropfens der wässrigen Lösung auf Glas; lässt man das Wasser an der Luft verdunsten, so hinterbleibt eine durchsichtige, körnig-faserige Masse, die keine Spur von Doppelbrechung zeigt; verlangsamt man aber die Verdunstung, indem man etwa ein Deckgläschen mit einem hängenden Tropfen der Inulin-Lösung auf einen befeuchteten Papprahmen legt, so erhält man zuweilen gut ausgebildete, doppelbrechende Sphaerite, die so dicht liegen können, dass sie sich gegenseitig polygonal begrenzen. Das Inulin vermag also nur unter besonders günstigen „Krystallisations“-Bedingungen jene Körper zu erzeugen, die an sich, wo sie aus krystallinischen Substanzen bestehen, als eine reducirte Art der Krystall-Bildung angesehen werden müssen. Darum wurde in Obigem die Bezeichnung „Sphaerokrystall“ für das Inulin vermieden und dafür das allgemeinere „Sphaerit“ gebraucht; „Sphaerokrystalloid“ würde sich besser empfehlen, wenn das Wort weniger lang wäre.

Will man jedoch das Inulin durchaus noch zu den krystallisirbaren Stoffen zählen, so darf doch nicht übersehen werden, dass seine Sphaerite so ziemlich das Letzte sind, das man bei weitester Fassung des Krystall-Begriffes noch in denselben hineinbeziehen kann.

§ 16. **Inulin-Sphaerite in Gummi-Lösung. Entstehung und Zonar-Structur derselben.** Das soeben erwähnte Verzögern der Ausscheidung des Inulins kann man nun auch in der Weise bewirken, dass man die Substanz mit einem anderen Colloid, wie Gelatine oder Gummi

arabicum, auflöst und gleichzeitig mit diesem erstarren lässt. Namentlich aus Gummi-Lösung, die unter Deckglas eintrocknet, erhält man interessante Objecte, auf die näher einzugehen verlohnt, da man hier die Entwicklungsgeschichte der Sphaerite ab ovo zu verfolgen im Stande ist.

Zuerst treten während der Abkühlung des Präparates kleine, etwa 2 μ lange, sehr dünne Stäbchen oder Häkchen auf, ganz ähnlich denen, wie sie aus dem frisch ausgepressten Knollensaft ausfallen (vgl. oben p. 7). Diese könnten A. Meyer's Trichiten entsprechen, wenn sich nun ihrer viele derart aneinander legten, dass sie zusammen eine Kugel bildeten. Davon ist aber nichts zu bemerken, vielmehr kann jedes solche Körperchen durch moleculare Substanz-Anlagerung zu einem Sphaeriten werden. Die Stäbchen krümmen sich ein wenig und schwellen dabei zu kleinen 2 bis 3 μ grossen Kügelchen auf, die deutlich einen stärker lichtbrechenden Rand von einer schwächer brechenden Mitte unterscheiden lassen. In diesen Bläschen haben wir Dinge vor uns, welche die Waben Bütschli's darstellen könnten. Nach diesem (vgl. IV, p. 240) müssten je sieben solcher Waben sich einander nähern und zu einem Körper verschmelzen, nachdem sie sich so gruppirt, dass eine die Mitte einnimmt, und die sechs anderen regelmässig um jene vertheilt sind; das weitere Wachsthum müsste dann so geschehen, dass fortgesetzt neue Waben sich rundum anfügen. Auch das entspricht jedoch nicht der thatsächlichen Beobachtung, wiewohl auch Puriewitsch (l. c. p. 244) diesen Vorgang gesehen zu haben meint[1]).

Unter gleichzeitiger, durchaus allmählich verlaufender Vergrösserung des Umrisses verschwindet der Unterschied in der Lichtbrechung, das Kügelchen wird homogen. Hat es etwa 10 bis 15 μ Durchmesser erreicht, so treten in der Mitte feine, radiale, die Oberfläche nicht erreichende Spalten auf; zu derselben Zeit beginnt aber auch eine schwache Doppelbrechung sich geltend zu machen (!), die weiterhin allmählich zunimmt. Der so entstandene Sphaerit wächst nun weiter und weiter, unter durchaus gleichmässigem Vorschieben seines Umrisses und mit stets völlig glatter Berandung. Von der Anlagerung neuer Substanz-Theilchen ist direkt eben so wenig wahrzunehmen, wie bei einem aus Lösung wachsenden Salz-Krystall. Dagegen zeigt sich, von der Mitte nach aussen fortschreitend, eine Differenzirung im Innern des Körpers; es bilden sich feine, kurze Sprünge in der Substanz, in ziemlich regelmässiger, zonenartiger Anordnung, so zwar, dass im mikroskopischen Bild annähernd gleich breite Ringe von stärkerer und schwächerer Lichtbrechung erscheinen. Ich erhielt Sphaerite bis über 0,5 mm Durchmesser; da jede Zone 2 bis 2,5 μ breit war, so konnten somit bis über 60 hellere und ebenso viele

[1]) Wenn man auch ähnliche Erscheinungen, wie die beschriebenen, an echt krystallinischen Substanzen beobachtet hat, so liegen in solchen Fällen amorphe Zustände vor, die in krystallinische nachträglich übergehen können. Weder die Stäbchen und Häkchen, noch die daraus hervorgehenden Bläschen zeigen irgend eine Eigenschaft, aus der man auf Krystall-Charakter schliessen könnte.

dunklere Ringe gezählt werden. Diese Sprünge entstehen aber ausschliesslich innerhalb der Substanz, in einiger Entfernung von der Oberfläche, die ihrerseits stets glatt bleibt. Nur bei zunehmender Zähflüssigkeit der umgebenden Gummi-Lösung können sich sehr zierliche, dendritische Gebilde entwickeln, die entweder an bis dahin normal ausgebildete Sphaerite ansetzen, oder auch direkt vom Rande des Deckglases nach innen wachsen; auch an diesen ist der fortwachsende Aussenrand stets abgerundet und glatt, während in den älteren Theilen ebenfalls jene Zonen hervortreten. Gerade an den Dendriten ist am deutlichsten zu sehen, dass die Doppelbrechung mit der fortschreitenden tangentialen Contraction in innigstem Zusammenhang steht.

Die Sprünge verdanken aber ihre Entstehung einem Entmischungs-Vorgang, einer Ausscheidung von Wasser aus der Substanz. Dass sie Wasser enthalten, geht mit Bestimmtheit daraus hervor, dass man dieses durch Austrocknung entfernen kann, worauf die Sprünge, in welche bald Luft hinein diffundirt, sehr viel deutlicher hervortreten; auch scheinen sie sich dabei noch zu verlängern, denn in ausgetrockneten Objecten erscheinen die dunklen Zonen viel breiter als die hellen. An solchen lufthaltigen Sphaeriten hat nun Bütschli (V, p. 38) beobachtet, dass bei Berührung mit Wasser die Luft austritt, ohne dass sie quellen; die gleichen Objecte können aber auch mutatis mutandis quellen, ohne dass die Luft aus ihnen vertrieben wird: Liegt ein derartiger Sphaerit in der Gummi-Masse, in der er gewachsen ist, fest eingebettet, so wird er durch diese, die ja auch quellbar ist, an der Volumen-Vergrösserung verhindert, wenigstens für die Ebene der Beobachtung, eine Zunahme in die Dicke entzieht sich der unmittelbaren Wahrnehmung; die quellende und doch in ihrem Ausdehnungs-Bestreben gehinderte Substanz wird aber auf die in den Hohlräumen eingeschlossene Luft einen Druck ausüben, und wenn, wie das bei Wasser-Zutritt oft vorkommt, die anfangs kurzen Spalten sich bis zur Oberfläche verlängern, bezw. in der radialen Richtung mehrere zu einer durchgehenden Spalte sich vereinigen, so wird die Luft unter gleichzeitiger capillarer Wasser-Ansaugung austreten. Hat sich aber das eintrocknende Gummi rings von dem Sphaeriten zurückgezogen, so dass er frei liegt, dann tritt das Gegentheil in Erscheinung: der Sphaerit quillt bei Benetzung stark auf, und die Luft verbleibt in den Spalten.

Ergiebt sich schon hieraus mit Nothwendigkeit, dass wir in diesen — nur den in Gummilösung gezüchteten, nicht auch den in Alkohol-Material niedergeschlagenen Sphaeriten eigenen — Hohlräumchen nicht die die Quellung verursachenden Waben Bütschli's zu sehen haben, so spricht gegen solche Auffassung auch das Aussehen derselben bei starker Vergrösserung: es sind eben Sprünge in einer glasartig spröden Masse. Dieses Aussehen ist aber auch unvereinbar mit der Anschauung, die Sphaerite seien aus Krystall-Nadeln aufgebaut; diese müssten denn so fest verwachsen sein, dass ihre gegenseitige Adhäsion grösser wäre als ihre Cohäsion.

Aus dem oben Gesagten geht hervor, dass man, so sehr auch das mikroskopische Bild dazu aufzufordern scheint, hier nicht von einer Schichtung

sprechen darf; denn die Zonen entstehen nicht durch abwechselnde Auflagerung verschieden gearteter Substanz, noch findet jener auf p. 73 erwähnte periodische Stillstand im Wachsthum der Sphaerite statt, der zu einer schaligen Absonderung Anlass geben könnte. Von Störungen durch Schwankungen in der Concentration der Mutterlauge, wie sie A. Meyer (V, p. 115) an Sphaerokrystallen von Eisenchlorid durch wiederholtes Umschwenken bewirkte, kann bei unsern Objecten, da die Differenzirung von innen heraus erfolgt, natürlich nicht die Rede sein.

Die Zonen verlaufen übrigens nicht immer in regelmässigen Kreisbögen, vielmehr beobachtet man gewöhnlich innerhslb eines Sphaeriten an mehreren Stellen Unregelmässigkeiten, die der Geologe als „Verwerfungen" bezeichnen würde. Wo zwei Sphaerite mit einander verwachsen, da müssen nicht nothwendig die Ringe rechts und links von der Verwachsungs-Linie auf einander passen; ich konnte in solchen Fällen viel häufiger eine abwechselnde Anordnung, als eine genaue Uebereinstimmung der beiderseitigen helleren und dunkleren Zonen feststellen. A. Meyer (V, p. 115), der gerade die letztere Erscheinung an seinen Objecten beobachtet hat, stellt dieselbe als Regel auf und bezeichnet den andern Fall als Ausnahme; wo Schichtenbildung durch Auflagerung bezw. durch Störungen in der Auflagerung hervorgerufen wird, ist das auch ganz natürlich und nicht zu bestreiten.

§ 17. Hypothese über den Bau der geschichteten Stärkekörner. Was aber an den geschilderten Inulin-Sphaeriten ganz besonders unser Interesse wachruft, das ist ihre unverkennbare, auf den ersten Blick sich aufdrängende Aehnlichkeit mit geschichteten Stärkekörnern. Schon mehrfach wurde in diesen Zeilen auf die Analogien zwischen beiden Substanzen hingewiesen; wenn wir uns den geschichteten Bau der Stärkekörner in ähnlicher Weise entstanden denken, wie diese Inulin-Sphaerite, so wäre manche Frage aufgeklärt, die bisher nur durch ad hoc gemachte Hypothesen gedeutet werden konnte.

Beiderlei Körpern ist zunächst gemeinsam der allgemeine chemische Charakter, denn beide bestehen aus einem Kohlenhydrat höherer Ordnung und zeigen das Phänomen der Quellbarkeit.

Beide entstehen innerhalb eines zähflüssigen Mediums, die einen in Gummi-Lösung, die anderen in dem Eiweisskörper, den wir als Chloro- oder Leucoplasten bezeichnen. Gemeinsam ist ferner die Radial-Structur und die Doppelbrechung, mit parallel dem Radius gerichteter grösserer Elasticitäts-Achse, sowie das Fehlen einer eigentlichen, mit Spaltbarkeit verbundenen Schichtung.

Die Inulin-Sphaerite erscheinen auch während ihres ganzen Wachsthums stets gleichmässig scharf gegen ihre Umgebung abgesetzt, wie das neuerdings Salter (l. c., p. 125) für die Stärkekörner in Beziehung auf ihre Plastiden, und Strasburger (l. c., p. 531) für Cellulose-Membranen gegenüber dem Protoplasma, das sie erzeugt, nachgewiesen haben. Eine engere Verwandtschaft zwischen Stärkekörnern und geschichteten Zellwänden

scheint mir kaum zu bestehen; wenn auch die Schichtung ein ähnliches Aussehen zeigt, so ist doch zu bedenken, dass dieselbe in den Membranen wenigstens theilweise auf stofflicher Verschiedenheit beruht, während es bezüglich der Stärkekörner noch keinem von allen denen, die sich mit ihrer Erforschung befasst haben, gelungen ist, die beiderlei Substanzen, die die Schichten bilden sollen, zu isoliren, oder sonst irgendwie nachzuweisen; dass A. Meyer's α- und β-Cellulose nicht in abwechselnder Lagerung auf einander folgend die Schichtung bedingen, ist wohl sicher (vgl. Meyer, V, p. 79). Ferner zeigen geschichtete Zellhäute meist eine gewisse Spaltbarkeit parallel der Schichtung, also umgekehrt wie die Stärkekörner. Wassererfüllte Hohlräumchen könnten aber doch in manchen Fällen auch der Schichtung von Cellulose-Häuten zu Grunde liegen, so in der Stäbchen-Structur, die Strasburger (l. c., Abb. 33) wiedergiebt. Ein wesentlicher Unterschied, der auf eine bedeutende innere Verschiedenheit hinweist, liegt aber in der Art der Doppelbrechung, die bei Zellmembranen die grössere Elasticitätsachse tangential, bei Stärkekörnern radial gestellt zeigt.

Gerade hierin stimmen, wie schon bemerkt, die letzteren genau mit den Inulin-Sphaeriten überein. Es zeigen aber auch beiderlei Objecte die Erscheinung, dass ihre äusserste Partie stets eine „dichtere, wasserärmere Schicht“ darstellt. Das war es bekanntlich, was Nägeli zu dem künstlichen Aufbau seiner Hypothese des Intussusceptions-Wachsthums veranlasst hat; thatsächlich wäre es ja unmöglich, dass die Schichten des Stärkekorns durch fortgesetzte Auflagerung sich bilden sollten und dabei die äusserste Schicht stets die gleiche bliebe. An unseren Inulin-Sphaeriten sehen wir aber direkt, dass die Schichten-Bildung nur eine scheinbare ist, dass das Bild derselben zu Stande kommt durch Wasser-Abscheidung in kleine Hohlräumchen, die in ziemlich regelmässiger concentrischer Anordnung innerhalb des Körpers, entfernt von der (sicherlich durch Auflagerung) fortwachsenden Oberfläche, entstehen; da die wassererfüllten Hohlräume das Licht schwächer brechen und zum Theil total reflectiren, muss somit stets eine hellere, stärker lichtbrechende Zone zu äusserst sich vorfinden.

An diese unbedingt feststehenden und von Jedermann leicht nachzuprüfenden Thatsachen dürfen wir getrost die Annahme anknüpfen, dass die Entstehung der geschichteten Stärkekörner in ähnlicher Weise vor sich gehe, wenngleich bei diesen die direkte Beobachtung noch nicht gelungen ist. Müssen wir schon vom Bekannten aufs Unbekannte schliessen, so sind sicherlich von allen der Untersuchung zugänglichen Dingen die Inulin-Sphaerite diejenigen, die die meiste Uebereinstimmung mit den Stärkekörnern aufweisen.

Eine weitere Bestätigung für die Annahme weitgehender Analogien giebt uns die Thatsache, dass die von Correns (I, p. 331) beschriebene „Versilberung“ der geschichteten Stärkekörner sich in ganz gleicher Weise an den in Gummi arabicum gezüchteten Inulin-Sphaeriten ausführen lässt. Ich verfuhr dabei in der Weise, dass ich etwas reines Inulin in einem Tropfen Gummi-Lösung durch Erwärmen unter Deckglas auflöste, und nach 1 oder

2 Tagen, nachdem die Masse eingetrocknet und in derselben zahlreiche grössere und kleinere Sphaerite entstanden waren, etwas 5-procentige Silbernitrat-Lösung und etwa eine halbe Stunde später einige Tropfen 10-procentiger Kochsalz-Lösung an den Rand des Deckglases brachte; das niedergeschlagene Silberchlorid, in der üblichen Weise durch Belichtung reducirt, bildete dann sehr scharf sich abhebende, concentrische dunkle Ringe, an denen bei starker Vergrösserung wahrzunehmen war, dass die schwarzen Körnchen reihenweise die spaltenförmigen Hohlräume erfüllten. Dass die Ausfällung wesentlich in Wasser führenden Lücken in der Substanz, nicht in dieser selbst, stattfindet, lehrt auch der Umstand, dass an den von innen heraus theilweise aufgelösten Stärkekörnern keimender Gerstensamen, nachdem sie in analoger Weise behandelt waren, die Corrosions-Figur sich mit dichten, schwarzen Massen angefüllt zeigte, während in der Substanz der Körner kaum merkliche Niederschläge vorhanden waren.

Wesentlich schönere Bilder, als mit Kartoffel-Stärke, erhielt ich bei den Körnern aus dem Rhizom von *Canna indica* L. und aus der Knolle von *Phajus grandifolius* Lour. Namentlich in *Canna*-Stärke versuchte ich, weitere Niederschläge zu erzielen und hatte guten Erfolg durch Behandlung mit Quecksilber-Chlorid und Jodkali [1]); es fiel hier das Quecksilber-Jodid in manchen Körnern in ganz ähnlicher Weise aus, wie das Silber-Chlorid, während bei zahlreichen anderen nur in der alleräussersten Wasser führenden Zone sich ein sehr reicher Niederschlag bildete, der aus radial gestellten Krystall-Nadeln zu bestehen schien, bei starker Vergrösserung aber sich in Körnchen-Reihen auflöste. Auch diese Erscheinung spricht für das Vorhandensein radialer Spalten. An Inulin-Sphaeriten gelang der gleiche Versuch nicht, da dieselben von der Jodkali-Lösung zu stark angegriffen werden.

A. Meyer hat bereits (V, p. 119) Farbstoffe in Stärkekörnern niederzuschlagen versucht, und zwar vermittels Calcium-Nitrat. Diese Versuche führte ich weiter, indem ich die Eigenschaft der Pikrinsäure benützte, mit vielen Anilinfarben Niederschläge zu geben; ich liess einen Tropfen der wässerigen Farblösung auf den Körnern fast ganz eintrocknen, gab dann einige Tropfen Pikrinsäure darauf und wusch mit Wasser aus. Die Resultate waren verschiedener Art: Einige Farbstoffe wurden, wie schon pag. 65 erwähnt, überhaupt nicht aufgenommen. Säure-Fuchsin, Corallin, Eosin, Crocein, Tropäolin 00 und 000, Martiusgelb und Hämatoxylin ergaben nur gleichmässige Durchfärbung der Substanz. Feinkörnige Ausfällungen in den wasserreichen Zonen, z. T. auch bei stärkster Vergrösserung homogen erscheinend, erhielt ich mit Fuchsin, Saffranin, Methylblau, Methylenblau, Indig-Carmin, Indulin, Methylviolet, Gentiana-Violet; letzteres erschien aber auch in zahlreichen Objecten in Gestalt einzelner, grösserer, krystallinischer Körner. Nach dem gleichen Verfahren traten deutliche, radial gestellte

[1]) Letzteres darf nur in schwacher Lösung angewandt werden, da bei höherer Concentration Verquellung eintritt.

Krystall-Nadeln auf von Bismarckbraun, Chrysoidin (hier besonders lang und oft mehrere Schichten durchsetzend!), Malachitgrün, Jodgrün, Methylgrün, Brillantgrün und Thionin; letzteres zeigte nicht, wie die übrigen, die ihm sonst eigene Farbe, sondern ein trübes, schmutziges Roth. Ueberall, wo sich die Ausfällung in der beschriebenen Weise bewerkstelligen liess, war deutlich zu sehen, dass nicht eine Färbung der Substanz, sondern farbige Niederschläge in den Wasser führenden Zonen vorlagen; die „dichteren Schichten“, namentlich die äusserste Partie jedes Kornes, erschienen stets farblos.

Ganz ähnliche Präparate hat mit einigen Farbstoffen auch Salter erhalten (vgl. die Abbildungen in der citirten Arbeit), doch deutet er sie durch eine Speicherung in den weicheren Schichten des Kornes, zu der die dichteren nicht fähig sein sollen. Nun ist aber nach allgemeiner Erfahrung unter organischen Substanzen die jeweils dichtere auch die, die am intensivsten Farbstoffe speichert (man vergleiche das Speicherungs-Vermögen einer Kernfigur mit dem des Cytoplasmas, das der sklerenchymatischen mit dem der parenchymatischen Zellwand und dem der verschleimten Cellulose); auch tritt die stärkere Färbung der wasserreicheren Schichten niemals auf, wenn man (vgl. oben p. 65) Stärkekörner in schwache Farblösung bringt, vielmehr sieht man dann stets die Substanz selbst mit dem Farbstoff angereichert.

In der oben beschriebenen Weise, mit Anilin-Farben und Pikrinsäure, behandelt, gaben auch die Inulin-Sphaerite ähnliche Bilder, doch litten die Objecte stark unter der Einwirkung des Wassers.

Bringen diese letzteren Versuche auch nichts wesentlich Neues, so liefern sie doch wegen des sehr deutlichen Hervortretens der Schichten ausgezeichnete Präparate zur Demonstration, deren Herstellung leichter und sicherer gelingt als die Versilberung. Für genannten Zweck empfiehlt sich besonders *Canna*-Stärke, die in der oben beschriebenen Weise mit Fuchsin, Gentiana-Violet, Thionin oder Malachitgrün imprägnirt und in Canada-Balsam eingeschlossen wurde. Glycerin-Gelatine eignet sich nur für versilberte, sowie für mit Methylenblau und Thionin behandelte Objecte; alle andern versuchten Farben und das Quecksilber-Jodid werden von ihr sehr bald ausgezogen.

Excentrische Stärkekörner von *Solanum*, *Phajus*, *Canna* u. A. quellen bekanntlich nach der Breite stärker auf als in der Längsrichtung, oder parallel der Schichtung stärker als senkrecht dazu. Ganz ähnlich verhalten sich keilförmige Fragmente der Inulin-Sphaerite, bei denen die tangentiale Vergrösserung die radiale noch beträchtlicher überwiegt. Der Vorgang lässt sich nun unschwer auf den allgemeineren Erfahrungssatz zurückführen, dass colloidale Körper, die unter Längsdehnung bezw. eigener Zusammenziehung erstarrt sind, bei Wieder-Befeuchtung senkrecht zur Zugrichtung, andrerseits parallel der stattgehabten Contraction vorzugsweise aufquellen; an unseren Inulin-Sphaeriten haben wir ja die Folgen solcher Zusammenziehung in Richtung der Tangente direkt gesehen: es waren die bei fortschreitendem

Wachsthum entstehenden radialen Spalten und die gleichzeitig damit auftretende Ungleichheit der optischen Elasticität. Warum in solchen Fällen in verschiedener Richtung verschieden starke Quellung stattfinden muss, darauf sei hier nicht näher eingegangen; nur möchte ich bemerken, dass durch die starke Auseinanderziehung bezw. Annäherung der Molecüle in einer Richtung, und die erst bei Befeuchtung wieder ermöglichte Ausgleichung der so entstandenen Spannung[1]), vielleicht auch durch den halbflüssigen Zustand gequollener Colloide und das den Flüssigkeiten eigene Abrundungs-Bestreben jene Erscheinung sich wohl zur Genüge erklären lässt, ohne dass wir künstlich in die Objecte hineinzulegende Structuren zu Hilfe nehmen müssen.

Ein auffallender, aber wohl durch die verschiedenen Eigenschaften der Substanzen bedingter Unterschied der beiden verglichenen Objecte liegt jedoch in Folgendem: Wie oben bemerkt, lässt sich das in den concentrisch geordneten Spalten der Inulin-Sphaerite eingeschlossene Wasser durch blosses Liegen an der Luft entfernen, worauf die Spalten viel schärfer hervortreten; da Inulin an der Luft nie völlig trocken wird, so muss das Wasser von der Substanz aufgesogen sein. Stärkekörner halten an der Luft etwas mehr Wasser zurück als Inulin, aber beim Eintrockenen, sowie bei der Wasser-Entziehung durch Alkohol oder dergleichen verschwindet die Schichtung und die Körner werden homogen. Ich glaube das damit erklären zu sollen, dass die — nach der oben begründeten Annahme vorauszusetzenden — Wasser führenden Spalten dasselbe zwar gleichfalls an die Stärke-Substanz abgeben, dabei aber, wegen grösserer Elasticität derselben, durch die sich contrahirende Masse des Korns zusammengedrückt und zum Verschwinden gebracht werden. Da der wasserhaltige Zustand der normale für das Korn ist, so ist es nur natürlich, dass das trocken gewordene bei Wieder-Befeuchtung die frühere Beschaffenheit, den „geschichteten" Bau, wiederum annimmt, wobei die passiv wieder erscheinenden Hohlräumchen aus der Substanz nun wieder Wasser ansaugen. Dass dieselben nicht activ die Quellung hervorrufen können, geht, abgesehen von dem früher Bemerkten, auch daraus hervor, dass ja auch die homogenen Schichten, denen jene fehlen, an der Quellung theilnehmen. Stünden aber die homogenen Schichten, insbesondere die äusserste, unter einem von innen heraus wirkenden Turgor-Druck, dann müssten die Interferenz-Farben, analog dem Verhalten einer Zellhaut, umgekehrt angeordnet sein, als sie an Stärkekörnern und Inulin-Sphaeriten wirklich erscheinen.

Bei weiterem Wasser-Verlust treten bekanntlich meist unregelmässige, jedoch der Radial-Structur der Körner folgende, grosse Sprünge im Innern auf. Nur bei besonders energischer Austrocknung ist es möglich, ein Bild in den Stärkekörnern hervorzurufen, welches an dasjenige der Luft führenden Inulin-Sphaerite erinnert; bei diesem Versuch, der mir selbst mangels

[1]) Bei Stärkekörnern und Inulin-Sphaeriten wird, wie aus der Doppelbrechung zu ersehen, die Spannung durch blosse Befeuchtung nicht völlig aufgehoben.

geeigneter Apparate niemals gelingen wollte, scheint es auf besonders rasche Wasser-Entziehung anzukommen; solche könnte bewirken, dass die Oberfläche der Körner vor vollendeter Schrumpfung so fest wird, dass sie sich nicht weiter zusammenzuziehen und die Hohlräumchen nicht zu schliessen vermag. Für die Inulin-Sphaerite aber dürfen wir annehmen — was auch mit ihrem thatsächlichen Verhalten nicht in Widerspruch steht — dass wegen grösserer Sprödigkeit bei relativ gleichem Wasser-Gehalt ein Schliessen der Spalten nicht möglich ist.

Dazu kommt, dass die Inulin-Sphaerite, wie der Augenschein lehrt, für Luft sehr gut durchlässig sind, eine Eigenschaft, die der Stärke-Substanz wohl vollständig fehlt. Körner aus der Kartoffel-Knolle erhalten beim Austrocknen grosse, im durchfallenden Licht schwarz erscheinende Risse; in diesen findet sich jedoch selbst nach Monate langem Liegen keine Spur von Luft, sondern höchstens Wasserdampf von niedriger Spannung, denn nach Benetzung ist nicht das kleinste Luftbläschen an ihrer Stelle wahrzunehmen; die Risse verschwinden meist nicht völlig, sondern zeigen sich mit Wasser erfüllt.

An Schnitten, die mit dem Rasirmesser durch in Gummi eingebettete Stärkekörner ausgeführt wurden, habe ich zwar kein deutliches, überzeugendes Bild bekommen können; trotzdem glaube ich behaupten zu dürfen, dass der Bau der geschichteten Stärkekörner im Wesentlichen in der oben angegebenen Weise zu erklären ist: innerhalb einer sonst homogenen, colloidalen Grundmasse radial gestellte, zonenförmig angeordnete, Wasser enthaltende Spalten, entstanden durch fortschreitende innere Differenzirung.

II. Theil.

Das Inulin in der Pflanze.

§ 18. Verzeichniss der Inulin führenden Pflanzen. Da das Inulin bei den Compositen zuerst entdeckt worden und unter ihnen in weitester Verbreitung anzutreffen ist, so sei auch in der Aufzählung der Inulin führenden Pflanzen diese Familie — in der von Hoffmann in Engler-Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien gegebenen Eintheilung — vorangestellt. Auf genannten Stoff sind mit Erfolg untersucht:

Eupatorieae: Adenostyles albifrons Rchb., *A. alpina* Bl. et Fing., *Eupatorium cannabinum* L., **E. odoratissimum aut?*

Astereae: Aster alpinus L., *A. parviflorus* Nees, **Bellis perennis* L. und deren gefüllte Gartenform, *Solidago canadensis* L.

Inulea: **Antennaria margaritacea* R. Br., *Brachylaena* sp.?, *Inula Helenium* L., **I. britannica* L., *I. media* M. B., *Pulicaria dysenterica* Gaertn., *Carpesium cernuum* L.

Heliantheae: Dahlia variabilis Desf., **D. imperialis* Roezl., *Helianthus tuberosus* L. *(Topinambur), H. strumosus* L., *Rudbeckia laciniata* L., *Silphium perfoliatum* L., **S. laciniatum* L.

Helenieae: Helenium autumnale L.

Anthemideae: Achillea Millefolium L., *A. Ptarmica* L., *A. stricta* Schleich., *Anacyclus officinarum* Hayne, *A. Pyrethrum* DC. *Artemisia vulgaris* L., **Chrysanthemum frutescens* L., **Ch. Leucanthemum* L.

Senecioneae: Arnica montana L., *Doronicum Pardalianches* L., **Gynura aurantiaca* DC.[1]), **Hertia (Othonna) crassifolia* (L.) Less., *Petasites niveus* Bmg., *P. spurius* Rchb., **P. officinalis* Mnch., *Tussilago Farfara* L., **Ligularia (Senecio* DC.*) Kaempferi* Sieb. et Zucc. (syn. *Farfugium grande* Lindl.), *Senecio nemorensis* L., **S. Doria* L., **S. umbrosus* W. K., **S. cruentus* DC. (die „*Cineraria*" der Gärtner), **S. Petasitis* L., dazu die succulenten, auch in der Gattung *Kleinia* vereinigten: *S. articulatus* Sch. Bip., *S. ficioides* Sch. Bip., *S. Haworthii* Sch. Bip., (syn. *Kleinia repens* Haw., *Cacalia repens* L.), **S. Anteuphorbium* Hook. fil.

Calenduleae: Calendula officinalis L.

Cynareae: Atractylis gummifera L., *Carlina acaulis* L., *Centaurea Jacea* L., *C. phrygia* L., *C. montana* L., *C. axillaris* Willd., *C. Scabiosa* L., *C. maculosa* Lam., *Cirsium arvense* Scop., **C. canum* M. B., *C. oleraceum* Scop., *C. rivulare* Link., **C. heterophyllum* All., *C. bulbosum* DC., *Carduus tenuiflorus* Curt., *Lappa maior* Gaertn., *L. minor* DC., *L. tomentosa* All., **Jurinea Pollichii* Koch, *Onopordon illyricum* L., *O. Acanthium* L., *Cynara Scolymus* L., *Kentrophyllum* sp., *Chamaepeuce* sp.

Cichorieae: Aposeris foetida DC., *Cichorium Intybus* L., *Crepis biennis* L., *Hieracium Nestleri* Vill., *H. scabrum* Aix., *H. staticifolium* Vill., *H. tridentatum* Fries, **H. vulgatum* Koch, *Hypochaeris maculata* L., **H. helvetica* Jacq., *H. radicata* L., *Lactuca Scariola* L., *L. perennis* L., *Leontodon hispidum* L., *Scorzonera hispanica* L., *Sc. purpurea* L., *Sonchus arvensis* L., *S. fruticosus* L., **S. palustris* L., *Taraxacum officinale* Wigg.

Obige Angaben entstammen grösstentheils den Schriften von Prantl, Dragendorff und Kraus (s. Litteratur-Verzeichniss); die Arten, bei denen ich Inulin nachgewiesen habe, ohne in der Litteratur eine diesbezügliche Notiz finden zu können, sind, wie auch in der Folge, mit einem * vor dem Namen gekennzeichnet.

Nachdem das Inulin entdeckt war, wurde sein Vorkommen für eine grosse Anzahl der verschiedensten Pflanzen, bis zu den Pilzen herunter, behauptet.

[1]) Die unter diesem Namen häufig in Glashäusern cultivirte, durch dichte violette Haarbekleidung aller jüngeren Theile auffallende Pflanze; mangels blühender Exemplare konnte die Bestimmung nicht controlirt werden.

Prantl (p. 44) und Dragendorff (p. 26) beschäftigen sich eingehend damit, eine Reihe von in dieser Hinsicht entstandenen Irrthümern zu widerlegen.

Doch hat der erstgenannte Autor schon den gleichen Stoff bei einer Nicht-*Composite* gefunden, nämlich bei *Campanula rapunculoides* L.; thatsächlich findet sich derselbe, wie Kraus (II, p. 329 ff.) nachgewiesen hat, bei zahlreichen Pflanzen aus dem näheren Verwandtschafts-Kreise der *Compositae,* den Engler als *Campanulatae* zusammenfasst; es fehlt aber unter diesen (vgl. Kraus, l. c.) bezeichnender Weise die in ihrer Stellung innerhalb jener Reihe bekanntlich sehr unsichere Familie der *Cucurbitaceae.* Ebenso fehlt Inulin den Familien der *Caprifoliaceae, Rubiaceae, Valerianaceae* und *Dipsacaceae*[1]).

Als Inulin führend sind zu nennen:

Campanulaceae: *Adenophora* sp., **Canarina Campanula* Lam., *Campanula pyramidalis* L., *C. lamiifolia* Bieb., **C. latifolia* L., **C. Rapunculus* L., *Michauxia campanuloides* l'H'er., *Musschia Wollastoni* Wats., *Jasione montana* L., *Phyteuma limoniifolium* Sibth., **Ph. spicatum* L., **Ph. nigrum* Schmidt, *Symphyandra pendula* DC., *Trachelium coeruleum* L.

Lobeliaceae: Centropogen Lucyanus hort., *Isolobus Kerrii* DC., *Isotoma petraea* F. Muell., *I. axillaris* Lindl., *Lobelia fulgens* Willd., *L. syphilitica* L., *L. Bridgesii* DC., (syn. *Tupa Bridgesii* Hook.), *Pratia angulata* Hook., *Siphocampylus canus* Presl.

Goodeniaceae: Goodenia ovata Sm., *Scaevola suaveolens* R. Br., *Selliera radicans* Cav., *Velleia macrophylla* Benth. (syn. *Enthales macrocarpa* Lindl.).

Stylidiaceae: Stylidium adnatum R. Br., *St. lineare* Sm., *St. suffruticosum.*

Nun ist aber das Inulin durchaus nicht auf den genannten Verwandtschaftskreis beschränkt, vielmehr auch für einige Pflanzengattungen bekannt geworden, die den obigen im System sehr fern stehen. Kraus (III) fand dasselbe bei *Violaceen: Ionidium commune* St. Hil., *I. glutinosum* Vent., *I. macranthemum* Klotsch, Beauvisage (l. c.) bei *I. Ipecacuanha* Vent., *I. Marcusii* aut?, und Penzig (l. c. p. 11) in *Drosophyllum lusitanicum* Lk.

[1]) Die Angabe von Dragendorff (p. 25) bezüglich ***Cephalaria procera*** F. u. L. dürfte wohl auf Verwechslung beruhen; bei vielen anderen ***Dipsacaceen*** ist bisher das Nichtvorhandensein des Inulins erwiesen worden; ich selbst habe dasselbe in einem im Herbst 1897 von Innsbruck bezogenen Rhizom-Stück der ***Cephalaria alpina*** Schrad. vergeblich gesucht. Zwar hat auch Nägeli (I, p. 552) bei verschiedenen ***Dipsacaceen*** kein Amylum gefunden, aus dem Text ist aber nicht ersichtlich, ob es sich dabei vielleicht um blühende oder abgeblühte Exemplare handelte, deren Reserve-Material verbraucht war; N. schreibt nicht, dass er daselbst einem andern Vorrathsstoff begegnet sei.

Damit dürften diejenigen *Dicotyledonen,* bei denen Inulin bekannt geworden ist, erschöpft sein. Für eine *monocotyledone* Pflanze, *Leucoium vernum* L., wurde von Ehrhardt (p. 24 ff.) ein Kohlenhydrat nachgewiesen, das mit unserer Substanz für identisch zu erachten ist. E. bemerkt zwar (l. c. p. 35), er habe die für das Inulin charakteristischen Sphaerokrystalle nicht erlangen können; in den in Alkohol gelegten Zwiebeln habe ich sie jedoch, neben reichlich angehäufter Stärke, leicht mit allen bezeichnenden Eigenschaften aufgefunden, ebenso wie in **Galanthus nivalis* L. — es lag nahe, die so eng verwandte Pflanze ebenfalls daraufhin zu untersuchen. Ob sich in der Klasse der *Monocotyledonen,* unter denen sonst lösliche Kohlenhydrate als Vorraths-Stoffe sehr verbreitet sind (vgl. u.), noch weitere Inulin-Pflanzen finden werden, muss dahingestellt bleiben.

Bei *Gymnospermen, Pteridophyten* und *Bryophyten* ist kein Inulin bekannt geworden, wohl aber von einigen *Algen* aus der Gruppe der *verticillirten Siphoneen;* Nägeli (II) entdeckte bekanntlich die ersten „Sphaerokrystalle“ in *Acetabularia mediterranea* Lam., die später als zweifelloses Inulin erwiesen wurden; weiterhin findet sich dasselbe nach Cramer (l. c. p. 16 ff.) bei *Botryophora occidentalis* J. G. Ag. (syn. *Dasycladus* Harw., *Coccocladus* Cramer), *Acetabularia crenulata* Lam. und *Polyphysa Peniculus* Ag.

Die Meinung, dass auch ein Pilz, *Elaphomyces granulatus* Fries, Inulin enthalte, hat Dragendorff (p. 31) als irrig erwiesen.

§ 19. Andere lösliche Kohlenhydrate, die der Speicherung dienen. Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier anhangsweise eine Reihe von Pflanzen zu erwähnen, welche andere gelöste, dem Inulin mehr oder weniger verwandte Kohlenhydrate in ihren Vorraths-Behältern ansammeln.

Dem Inulin nahe stehende Substanzen, gleichfalls bei der Hydrolyse Fructose gebend, sind unter den Namen Phlein, Triticin, Graminin, Scillin, Sinistrin, Irisin beschrieben worden; sie finden sich bei verschiedenen *Monocotyledonen: Phleum pratense* L., *Triticum repens* L., *Phalaris arundinacea* L., *Trisetum alpestre* P. B., in den Gattungen *Agrostis, Calamagrostis, Festuca, Avena,* ferner bei *Urginea maritima* Baker, *Cordyline australis* Hook., *C. rubra* Hügel, *Yucca filamentosa* L., *Iris Pseudacorus* L. und *I. sibirica* L. (vgl. A. Meyer, III., p. 489, sowie Wallach, Keller, Blezinger, v. Reidemeister, v. Lippmann, l. c. bei Letzterem weitere Litteratur-Nachweise). Für mehrere dieser Stoffe ist die Identität erwiesen, doch ist nicht ausgeschlossen, dass sie alle eine einheitliche Substanz darstellen und die beobachteten Abweichungen durch verschiedene Reinheit des Untersuchungs-Materials zu erklären sein könnten.

Sie unterscheiden sich vom Inulin durch grössere Löslichkeit bei vermuthlich geringerem Molecular-Gewicht, stärkere Links-Drehung ihrer Lösungen, und durch die geringe Neigung, Sphaerite zu bilden. In Rhizomstücken von mehreren der genannten Pflanzen *(Phleum, Triticum, Cordyline, Yucca, Iris Pseudacorus)* fand ich, nachdem sie längere Zeit in starkem

Alkohol gelegen, nur schaumig geronnene Massen, den Zellwänden anliegend, die bei weitem nicht so charakteristische Bilder gaben als die Inulin-Sphaerite; geringere Mengen sind auf diesem Wege überhaupt nicht nachweisbar.

Bezeichnend ist, dass diese Stoffe, wie das Inulin, der Fructose-Reihe angehören; die löslichen Glieder der Glykose-Reihe, Dextrin, Amylodextrin u. dgl. scheinen sich zur Speicherung nicht zu eignen. Ein leider nicht genauer untersuchtes lösliches Kohlenhydrat fand Ehrhardt (l. c. p. 57) in der Zwiebel von *Narcissus poeticus* L., die im Uebrigen reichlich Stärke speichert.

Weiterhin ist eine Reihe von Pflanzen bekannt geworden, die ebenfalls nicht Stärke — vgl. übrigens auch die Zusammenstellung bei Nägeli, I, p. 531 [1]) — sondern lösliche Kohlenhydrate speichern, doch handelt es sich in den noch zu erwähnenden Fällen um Stoffe von einfacherer chemischer Natur mit geringerem Molecular-Gewicht. Es findet sich als Reservestoff Stachyose (vgl. Planta und Schulze l. c.) in den Knollen von *Stachys Sieboldii* Miq. (syn. *St. tuberifera* Naud.), Gentianose (vgl. A. Meyer, I.) in der Wurzel von *Gentiana lutea* L., Lactosin oder Lactosinose (vgl. A. Meyer, II.) in den Rhizomen von *Silene vulgaris* Garcke und anderer *Caryophyllaceae*. Während die genannten drei Körper, die zu den *Trisacchariden* zählen, wohl bestimmten Verwandtschaftskreisen eigen sein dürften, kommt der Rohrzucker als Vorrathsstoff für Angehörige der verschiedensten Familien in Betracht. Neben dem Zuckerrohr und der Zuckerrübe verdienen Erwähnung (Citate nach Kraus, l. p. 12): *Phlomis tuberosa* L., *Stachys palustris* L., *Mentha arvensis* L., *Dipsacus silvestris* Müller, *Cephalaria procera* F. und L., *Valeriana scandens* L., und *Myrsiphyllum*-Arten; aus den weiteren Bemerkungen von Kraus ist nicht überall mit Sicherheit zu ersehen, welche Zuckerart, und ob diese allein oder neben Stärke gespeichert wird. Traubenzucker giebt Kraus an für verschiedene (ungenannte) *Umbelliferen*, für *Primula Palinuri* Petagn., *P. marginata* Curt., *P. Auricula* L. (letztere enthält auch Stärke), *Globularia nudicaulis* L., *G. vulgaris* L., *Ornithogalum arabicum* L. *Allium Cepa* L., *Urginea maritima* Baker.

Die beiden letzteren Angaben bedürfen wohl einer Berichtigung: *Urginea* führt als Reservestoff das oben erwähnte Sinistrin, und das Kohlenhydrat der Küchenzwiebel ist mindestens zu einem beträchtlichen Theil, wenn nicht ausschliesslich, Fruchtzucker, denn es lassen sich bedeutende Mengen davon mit Aether-Alkohol extrahiren, in welchem der Traubenzucker unlöslich ist.

§ 20. Inulin als Reservestoff. Die oben benannten Inulin führenden Pflanzen gehören sämmtlich zu den zweijährigen oder zu den perennirenden,

[1]) Leider sind die Angaben Nägeli's nicht immer derart, dass das wirkliche Nicht-Vorkommen von Stärke daraus mit Sicherheit zu entnehmen wäre; auch geht N. gar nicht darauf ein, welcher andere Stoff an Stelle des Amylums auftrete.

es befindet sich unter ihnen nur eine einjährige Art. Es liegt hier der nur einmal von Prantl (p. 50) beobachtete Fall vor, dass ein Exemplar von *Calendula officinalis* am Ende der Vegetations-Periode nicht zu Grunde ging, sondern sich zum Ueberwintern anschickte, wobei als Reservestoff Inulin auftrat. Sonst ist dasselbe in einjährigen *Compositen* und verwandten Pflanzen bisher vergeblich gesucht worden. Doch wäre es ein interessanter Versuch, den ich leider bisher nicht ausführen konnte, einjährige *Compositen* durch künstliche Eingriffe an der Blüthenbildung zu hindern, um zu sehen, ob sich die einmal zufällig beobachtete Erscheinung nicht willkürlich hervorrufen liesse, ob eine oder die andere Pflanze ihre verfügbaren Assimilate nicht auch in vegetativen Organen als Inulin speichern würde.

Denn darin liegt — von einigen später (§ 27) zu erwähnenden Ausnahme-Fällen abgesehen — die eigentliche Bedeutung des Inulins für die Pflanzen, dass es als Vorrathsstoff über die Winterruhe angesammelt wird, und zwar in vegetativen, also meist unterirdischen Organen. Die Meinung, dass es in oberirdischen Stämmen nicht vorkomme, ist von Kraus (II, p. 333) widerlegt worden, der es (ausser in holzigen Wurzelstöcken) im Stamm von *Musschia,* in den fleischigen Achsen der succulenten *Senecio*-Arten und den kriechenden Stengeln von *Selliera radicans* fand; doch weist das obige Verzeichniss auch typische Holzpflanzen, wie *Senecio Petasitis, Gynura, Drosophyllum* u. A. auf, die, entgegen der älteren Anschauung, reichlich Inulin führen. Holzige *Compositen* stellen allerdings ein ziemlich seltenes und kostbares Material dar, das überdies in unsern Glashäusern unter wesentlich ungünstigeren Bedingungen vegetirt, als in der Heimath; auch dürften sich unter ihnen, die durchweg wärmere Länder bewohnen, Arten finden, welche eine Ruhezeit überhaupt nicht durchmachen und darum auch kein Inulin erzeugen.

Wo sich in den der Speicherung dienenden Organen Inulin zeigt, ist es in der Regel auch das einzige, der gleichen Aufgabe dienende Kohlenhydrat. Neben gleichfalls gespeicherter Stärke habe ich es nur gesehen im Rhizom von *Rudbeckia laciniata* und in den Zwiebelschuppen von *Leucoium vernum* und *Galanthus nivalis.*

§ 21. Beziehung des Inulins zu den Anfangs- und Endproducten des Stoffwechsels. Das Inulin ist niemals, so wenig wie die Stärke als Endproduct des Stoffwechsels anzusehen, und stellt auch wohl niemals dessen Ausgangs-Substanz dar.

Die Frage nach dem ersten Assimilations-Product ist noch immer offen, da der von Sachs aufgestellte Satz, welcher die Stärke als solches bezeichnete, nicht als eine Lösung des Räthsels betrachtet werden kann; mit Recht ist in neuerer Zeit darauf hingewiesen worden, dass die Stärke der Chlorophyll-Körner als vorläufiges Reserve-Material niedergeschlagen wird, da sie nur dort sich findet, wo zeitweise das Ergebniss der Assimilation die Summe aus Ableitung und Verathmung überwiegt, und zahlreiche Pflanzen bekannt geworden sind, die nur nach überreicher Production, bei unnatürlich

gesteigertem Kohlensäure-Gehalt der umgebenden Luft und in hellem Licht, Stärke im Chlorophyll erkennen lassen. Da sich aber unter letzteren Bedingungen fast überall Stärke bildet, so liegt die Vermuthung nahe, dass ein der Stärke verwandter Körper, und als diesen dürfen wir die Glykose annehmen, in welche bekanntlich die Stärke bei der Hydrolyse vollständig umgesetzt wird, das erste Product der Assimilation sei[1]). Erwiesen ist das freilich nicht, wie wir überhaupt von dem Vorgange selbst leider noch recht wenig wissen. Dass das erste Kohlenhydrat durch einfache Addition von CO_2 und H_2O (unter Abspaltung von 2 O) und weitere Addition von 6 CH_2O-Gruppen zu $C_6H_{12}O_6$ entstehe, ist trotz Baeyer nicht wahrscheinlich, da die aus Formaldehyd künstlich hergestellte Formose sich als nicht geeignet erwiesen hat, in Chlorophyll-Körnern zu Stärke condensirt zu werden (vgl. Pfeffer, VI, p. 338, v. Lippmann, l. c. p. 1025 ff.).

Dagegen dürfte vielleicht dem Glycerin eine wichtige Rolle bei der Assimilation zuzuschreiben sein, nachdem, in Fortführung der von Boehm (l. c.) begonnenen Versuche, Laurent (l. c.), A. Meyer (IV, p. 133), Klebs (l. c. p. 565) und Assfahl (l. c.), gezeigt haben, dass Chorophyll-Körner, wie aus Zucker-Arten so auch aus Glycerin Stärke zu bilden vermögen[2]). Der Chemie ist es gelungen, durch Oxydation von Glycerin ein Aldehyd und ein Keton von der empirischen Zusammensetzung: $C_3H_6O_3$ zu erhalten, das den Zucker-Arten sehr nahe steht und eine Zwischenstufe bei der Umwandlung des Glycerins in Glykose darstellen könnte. Dass die Pflanzen-Zelle oder der Chloroplast, auch ohne Mitwirkung des Lichtes, Glycerin in ein Kohlenhydrat umzuwandeln vermag, ist erwiesen; es könnte aber auch der Chloroplast im Stande sein, Glycerin — vermuthlich aus seiner eigenen Substanz — selbst abzuscheiden, um, während er dasselbe zu Glykose umsetzt, den erlittenen Verlust durch fortgesetzte Aufnahme von Kohlensäure und Wasser wiederum zu decken.

Dem sei, wie ihm wolle, jedenfalls lehrt das Verhandensein der Stärke im Chlorophyll, dass höchst wahrscheinlich die Glykose, wenn nicht als das direkte Produkt der Assimilation, so doch als Uebergangs-Glied von diesem zur Stärke mit Regelmässigkeit auftritt, wenn gleich meistens in so geringen Mengen, dass mangels einer charakteristischen Reaction ein Nachweis nicht möglich ist.

Die endgiltige Verwendung der Kohlenhydrate ist aber wesentlich dreierlei

---

[1]) Streng genommen ist es überhaupt unzulässig, von einem ersten Assimilations-Product zu sprechen: nur eine Substanz kann direkt aus dem Assimilations-Vorgange ihren Ursprung nehmen, was dann mit ihr weiterhin geschieht, das kann Reduction, Oxydation, Condensation oder dergleichen sein, gehört aber nicht eigentlich mehr zum Assimilations-Process.

[2]) Und zwar, wie beiläufig betont sei, unter völligem Licht-Abschluss, woraus deutlich erhellt, dass die Erzeugung von Stärke etwas von der Assimilation Verschiedenes ist. Sind doch selbst etiolirte Chorophyll-Körner befähigt, im Dunkeln aus Rohrzucker, Glycerin u. s. w. Stärke zu produciren.

Art: Umsetzung zu stickstoffhaltigen Verbindungen, Verbrauch zur Athmung und Aufbau neuer Zellen. Ob für die ersten beiden Punkte Glykose oder Fructose, bezw. deren Abgeleitete, geeigneter sind, wissen wir nicht, immerhin sehen wir an Stellen reichlicher Athmung meist viel Stärke auftreten; für den letztgenannten Bedarf, insbesondere für die Anlegung der Zellenwandungen wird der grösste Theil der verfügbaren Kohlenhydrate in Anspruch genommen, die Cellulose ist aber, wie die Stärke, eine Condensations-Stufe der Glykose, die aus jener ebenfalls durch Hydrolyse hergestellt werden kann.

Es treten uns also im Beginn wie am Ende des Stoffwechsels Substanzen entgegen, die der Reihe der Glykose, einer Aldo-Hexose, angehören; das Inulin aber steht, wie oben (§ 1) bemerkt, in engster Beziehung zur Fructose, einer Keto-Hexose. Es muss also überall da, wo sich eine Umwandlung des durch Assimilation gewonnenen Kohlenhydrates zu Inulin und eine Verwendung des letzten zum Aufbau neuer Zellen zeigt, ein Uebergang aus der Aldose-Reihe in die Ketose-Reihe oder umgekehrt stattgefunden haben; wir dürfen wohl annehmen, dass dieser Uebergang auf der untersten Stufe, d. h. auf der der einfachen Hexose sich vollzieht, vermuthlich durch einfache Umlagerung, nicht durch Ueberführung in complicirtere Verbindungen, mittels derer die Chemie jene Umsetzung zu bewirken vermag.

Bemerkenswerth ist, dass zur Zurück-Verwandlung des Inulins nicht ausschliesslich solche Pflanzen befähigt sind, denen dasselbe von Haus aus zukommt. Hierher gehören die von Prantl (p. 65) und Kraus (I, p. 332, Anm.) erwähnten Fälle, in denen Schmarotzer, *Orobanche flava* Mart. und *O. ramosa* L., sich auf *Petasites niveus* Bmg. bezw. auf *Isotoma axillaris* Lindl. angesiedelt hatten und deren Inulin-Gehalt zum eigenen Bedarf an sich rissen, und der interessante Pfropfungs-Versuch von Vöchting (l. c.), der uns zeigt, wie *Helianthus tuberosus* als Propfreis grosse Mengen Inulin erzeugte und nach unten ableitete, von welchem aber die Unterlage, Stammstück und Wurzel von *Helianthus annuus*, nur so viel aufnahm, als sie für das eigene Wachsthum verbrauchen konnte, wobei schon dicht an der Verwachsungs-Stelle in der Unterlage kein Inulin, wohl aber Stärke nachzuweisen war. Im letzteren Fall ist allerdings fraglich, ob Inulin überhaupt von der Unterlage aufgenommen wurde; da, wie später zu erörtern, neben jenem im Stamme des *Hel. tuberosus* auch Fruchtzucker abwärts wandert, so wäre es möglich, dass nur dieser, nicht aber das Inulin in den Stamm des *Hel. annuus* überging. Die beobachtete beträchtliche Stauung im unteren Theil des Reises macht solches nicht unwahrscheinlich.

Im weiteren Sinne ist aber hierher auch die Thatsache zu rechnen, dass (vgl. A. Meyer, IV, p. 106 ff.) die Chloroplasten zahlreicher Pflanzen im Dunkeln nicht nur aus Glykose, sondern auch aus Fructose Stärke zu bilden vermögen, während andrerseits in vielen Früchten zur Zeit des Reifens Fructose aus Stärke erzeugt wird.

Die oben namentlich angeführten Inulin-Pflanzen haben also vor anderen

wesentlich das voraus, dass sie Fructose aus Glykose fortgesetzt in grösseren Mengen zu bilden und diese zu Inulin zu condensiren vermögen; ferner die Fähigkeit — das Wie ist späterhin zu erörtern — Inulin auf grössere Strecken fortzuleiten.

§ 22. Entstehung und erstes Auftreten des Inulins. Die Frage nach der ersten Entstehung des Inulins ist anfänglich in recht irrthümlicher Weise beantwortet worden; Prantl giebt (p. 40) für *Helianthus tuberosus* ausdrücklich und im Gegensatz zu Sachs an, dass er „in Stamm-Stücken von verschiedener Entwickelung und in verschiedenen Jahreszeiten niemals eine Spur von Inulin finden konnte" — ein Irrthum, der von Vöchting (l. c. p. 8) in schlagender Weise richtig gestellt wird.

Des Genaueren hat dann G. Meyer (l. c.) das Auftreten des Inulins innerhalb der genannten Pflanze verfolgt und gefunden, dass die ersten Anfänge in den Blattstiel-Basen nachzuweisen sind, von wo die Substanz in den Stamm gelangt, um in diesem nach unten abgeleitet zu werden. Die gleiche Region ist die Bildungs-Stätte des Inulins in den langgestielten Wurzelblättern von *Silphium laciniatum*, wo es allerdings nur erst in sehr geringen Mengen vorkommt. Etwas reichlicher fand ich es in der Blattstiel-Basis von *Senecio cruentus* und im Hauptnerv von *Inula britannica*. Erst in der Achse tritt es auf bei *Bellis perennis, Tussilago Farfara, Cynara Scolymus* und anderen.

Doch findet sich Inulin auch bei manchen Pflanzen in den Blättern selbst, wie Kraus (II, p. 333) für *Selliera radicans* entdeckt hat; dasselbe gilt nach meinen Beobachtungen für *Ligularia Kaempferi, Hertia crassifolia, Petasites niveus* und *officinalis*. Das Inulin erfüllt bei den drei erstgenannten Pflanzen auch das Assimilations-Gewebe, bei den *Petasites*-Arten tritt es jedoch erst in den Blattnerven auf, freilich bis in deren letzte Verzweigungen.

Die Erfahrung hat gelehrt, dass Laubblätter im Zusammenhang mit einer normal vegetirenden Pflanze, jedoch der Fähigkeit zur Assimilation beraubt, es in der Regel zu keiner fertigen Ausbildung zu bringen vermögen; daraus geht hervor, dass das heranwachsende Blatt zu einem beträchtlichen Theil aus seinen eigenen Assimilaten sich aufbaut. Dieser Aufbau muss vollendet sein, ehe das Blatt befähigt ist, von ihm producirte Substanz nach dem übrigen Organismus hin abzuführen. Da nun Inulin in keinem beobachteten Falle von unten her bis in die neu anzulegenden Organe hinein geleitet wird, so finden wir dasselbe, obigen Sätzen entsprechend, auch niemals in jüngeren, dem Vegetations-Punkt genäherten, sondern stets nur in älteren, völlig ausgereiften Blättern, die bereits für die Versorgung des übrigen Pflanzenkörpers mit Assimilaten thätig sind. Denn das Inulin wird überall und immer nur für (s. v. v.) Zwecke der Speicherung erzeugt, wenngleich es in einigen später zu erwähnenden Fällen nicht als Inulin zur Speicherung gelangt.

Auffallend ist, dass die Speicherung bei den Sämlingen mancher Arten

sehr frühzeitig, lange vor der Blüthenbildung, beginnt. Dragendorff (l. c. p. 9) hat Inulin aus Keimlingen von *Cichorium Intybus* hergestellt; ich fand dasselbe in ziemlicher Menge in Wurzeln von ca. 3 mm Dicke, die erst ein grösseres, 8 bis 10 cm langes Blatt trugen. Desgleichen fand ich reichlich Inulin in der Achse eines Sämlings von *Bellis perennis* fl. pl., der schon eine grössere Anzahl Blätter, aber noch keine Blüthen entwickelt hatte. Die Blätter enthielten in beiden Fällen kein Inulin.

Andere Pflanzen wiederum zeigen nur in den Speicher-Organen Inulin, wie *Dahlia variabilis*, deren Stamm bis zum Knollen-Ansatz sich frei davon zeigt, dafür aber grosse Mengen Fructose enthält, die erst hier in Inulin umgesetzt wird. Aehnlich scheint sich *Inula Helenium* zu verhalten, von der ich zwar keinen Stamm untersucht habe, deren Stengel- und Wurzelblätter aber bis zum Grunde des Blattstieles im Hochsommer wie im Herbst kein Inulin aufwiesen. Der Stamm von *Cichorium Intybus* ist ebenfalls inulinfrei, und im Wurzelstock von *Senecio umbrosus* trifft man das erste Inulin in der Höhe der obersten Adventiv-Wurzeln. Auch *Galanthus nivalis* und *Leucoium vernum* enthalten Inulin erst in der Zwiebel, nicht in den Blättern.

Jedoch wird auch bei den ersteren Pflanzen nicht alles Inulin bereits im Blatt oder Blattstiel gebildet, vielmehr nimmt dasselbe nach unten hin beständig zu. Die *Topinambur*-Pflanze z. B. enthält im Herbst in der Stengel-Basis und selbst in den halbwüchsigen Knollen neben Inulin noch reichlich Fruchtzucker, während solcher in den reifen Knollen nicht mehr zu finden ist.

Wie nun die Pflanze es anstellt, Fructose zu Inulin zu condensiren, davon wissen wir noch etwas weniger, als hinsichtlich der Stärke-Bildung, für welche uns doch immerhin in den Chloro- oder Leucoplasten das dabei thätige Organ bekannt ist; für das Inulin sind ähnliche Körper des Zellen-Inhaltes nicht nachzuweisen, so dass wir den Condensations-Vorgang wohl der Thätigkeit des Protoplasten zuschreiben dürfen. Der letztere scheint ein Enzym abzusondern, welches die Umwandlung bewirkt, wenigstens glaube ich das aus folgendem Versuch schliessen zu sollen: Halbwüchsige *Topinambur*-Knollen geben, wie oben bemerkt, noch deutlich Zucker-Reaction; lässt man aber deren ausgepressten und filtrirten Saft einige Zeit stehen, so ist nachher kein Zucker mehr darin nachzuweisen. Hier ist eine direkte Plasma-Thätigkeit selbstredend ausgeschlossen.

Da uns das Inulin alsbald am Ort seiner Entstehung in den charakteristischen Sphaeriten (sc. in Alkohol-Material) entgegen tritt, so ist auch nicht anzunehmen, dass es, wie Tanret will, durch mehrfache Umwandlung über einige Zwischenstufen erzeugt werde. Wurde doch auch schon oben (p. 54) darauf hingewiesen, dass der Stoff, den die Chemiker als Inulin bezeichnen, sich in der Pflanze selbst nicht vorfindet, sondern eine viel leichter lösliche Modification desselben; diese entsteht aber allem Anschein nach unmittelbar aus dem Fruchtzucker.

§ 23. Art der Fortleitung. Finden wir nach Obigem das Inulin oft in recht weiter Entfernung von dem Organ, in dem es über die Winterruhe niedergelegt werden soll, so ergiebt sich von selbst, dass vom Ort der Entstehung bis zu dem der Speicherung ein Transport der Substanz stattfinden muss. Ich glaube hier die Deutung, die Vöchting (l. c. p. 9) dem Vorgange gegeben hat, wörtlich anführen zu sollen, da die weiteren Ausführungen wesentlich daran anzuknüpfen sind. V. schreibt:

„Um zum Inulin zurückzukehren, so kann man dessen Vorkommen im „Stamm nicht betrachten, ohne die Frage aufzuwerfen, welche Rolle ihm „im Stoffwechsel zukomme. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist es dieselbe, „welche die transitorische Stärke besitzt. Nach Kiliani entspricht die Zu„sammensetzung des Inulins der Formel $C_{36}H_{62}O_{31}$ (= 6 $C_6H_{10}O_5$ + H_2O). „Da Molekeln von solcher Grösse schwerlich die Molecular-Interstitien der „Plasmahäute durchwandern können, so liegt die Annahme nahe, dass das „Kohlenhydrat in der Gestalt der Glykose oder eines ähnlichen Zuckers von „der Formel $C_6H_{12}O_6$ durch die Plasmamembranen diffundire, in den Zellen „selbst aber, vielleicht wegen zu hoher Concentration, jedesmal zu Inulin „condensirt werde. Es läge demnach dasselbe Verhältniss vor, wie wir es „für Glykose und transitorische Stärke annehmen, und es wäre das frag„liche Condensations-Product als transitorisches Inulin zu bezeichnen.

„Ist die eben angedeutete Vorstellung richtig, dann spielt sich in unserer „Pflanze der Stoffwechsel in folgender Form ab. In den Blättern entsteht „als erstes Kohlenhydrat ein einfacher Zucker oder eine ähnliche Verbindung, „die in den Chorophyll-Körpern zu Stärke condensirt wird. In löslichen „Zucker übergeführt, wandert dieses Product durch die Blattnerven und den „Stiel bis zu dessen Ansatzstelle. Auf der ganzen Bahn stellt wahrscheinlich „Stärke das transitorische Niederschlags-Product des Zuckers dar. Anders „im Stamm. Sobald die Glykose aus dem Blattstiel in diesen übergetreten, „erscheint sie in zwei transitorischen Formen von Condensations-Producten, „dem Inulin und der Stärke. Jenes wird innerhalb des Cambiums, in den „Markstrahlen und der Markkrone, diese ausserhalb des Cambiums, in der „Stärkescheide und den Siebröhren, gebildet. Im ganzen Stamme bleibt „dieses Verhältniss ungeändert bis zu den Stolonen, die, bald von geringerer, „bald von grösserer Länge, die Glykose zu den Ablagerungsstätten, den „Knollen, leiten. In den Stolonen stellt Inulin das einzige, sehr reichlich „auftretende Uebergangs-Product dar; so sorgfältig auch darauf geachtet „wurde, es gelang bisher nicht, daneben noch Stärke nachzuweisen. Die „Thatsache, dass in den Stolonen das Inulin sicher als transitorische Bildung „erzeugt wird, ist für unsere Deutung seines Auftretens im Stengel von „Wichtigkeit.

„Der Stamm des *Helianthus tuberosus* bietet somit den interessanten „Umstand, dass in ihm die wandernde Glykose in zweierlei transitorischen „Producten auftritt, dem Inulin und der Stärke, die aber beide streng an „bestimmte Gewebeformen gebunden sind.“

„Anm. Wir wollen die Bemerkung nicht unterlassen, dass es sich hier „freilich zunächst nur um eine Annahme handelt, die noch als richtig zu „erweisen ist. Doch scheinen alle bisher bekannt gewordenen Thatsachen „dafür zu sprechen, dass das Inulin vor seiner endlichen Ablagerung an „den Speicherstätten nicht, wie die Glykose, als wandernder Körper, sondern „der Stärke gleich, als transitorisches Condensations-Product auftrete. Aller„dings ist das Inulin in geringem Grade diffusionsfähig, ob aber durch „Plasmamembranen, erscheint sehr zweifelhaft und besonders für die hier „behandelten Pflanzen wenig wahrscheinlich."

Sehen wir davon ab, dass dem Inulin gegenüber von Fructose, nicht von Glykose, die Rede ist, so interressirt uns des Weiteren die Frage nach der Diffusions-Fähigkeit des Inulins, wobei mit einigen Worten auf die Theorie der Diffusion einzugehen verlohnt. Es wurde bereits p. 57 darauf hingewiesen, dass das Inulin, wenngleich in geringem Masse, so doch sicher diffusionsfähig ist. Zu den betreffenden Experimenten wurden indess Membranen verwendet, mit denen wir in Stoffwechsel des pflanzlichen Organismus nicht zu rechnen haben. Es ist sehr wohl möglich, dass unsere Substanz von Zelle zu Zelle viel leichter diffundirt, als durch thierische Blase oder durch Niederschlagsmembranen.

Nach den Forschungen von Berthold, Bütschli, Pfeffer u. A. zweifelt wohl Niemand mehr daran, dass das Protoplasma als eine eigenartig organisirte Flüssigkeit anzusehen ist, so dass wir von Molecular-Interstitien bei demselben nicht wohl sprechen dürfen. Fraglich wäre es also, ob die Inulin-Molecüle in der Plasma-Flüssigkeit sich so frei bewegen können, wie die Molecüle eines gelösten Körpers in seinem Lösungsmittel. Zur Entscheidung darüber fehlt uns nun freilich jeder Anhaltspunkt, da nur Beobachtungen am lebenden Protoplasma, mit dem wir nicht wohl experimentiren können, die Frage zu lösen vermöchten. Doch würde eine noch so geringe Löslichkeit des Inulins im Protoplasma genügen, um einen Austausch von Zelle zu Zelle herbeizuführen. So ist Aethyl-Aether trotz seiner geringen Löslichkeit in Wasser doch befähigt, durch Wasserschichten zu diffundiren (vgl. die citirten Schriften von Nernst und Tammann); übergiesst man ein Stückchen Jod mit Wasser und dieses mit Xylol, so färbt sich letzteres allmählich durch aufgenommenes Jod intensiv rothviolet, wiewohl das Jod in Wasser nur sehr wenig gelöst wird.

Berücksichtigen wir dabei, dass das Protoplasma ja nur eine sehr dünne Auskleidung der Zellen bildet, dass also von den Inulin-Molecülen, um aus einer Zelle in die andere zu gelangen, nur ein kurzer Weg zurückzulegen ist, so kommen wir zu dem Schluss, dass der Transport des Inulins durch direkte Diffusion sogar vielleicht recht rasch und leicht vor sich gehen kann, jedenfalls aber in minder complicirter Weise und mit geringerem Arbeits-Aufwand, als wenn es in jeder Zelle, also auf dem ganzen Transport einige tausend Male, erst neu gebildet und wiederum zu Zucker aufgelöst werden sollte.

Ausser dem Protoplasten hätte das Inulin natürlich auch die Zellwände zu passiren. Ist nun nicht ausgeschlossen, dass die neuerdings vielfach behandelten Protoplasma-Verbindungen wesentlich der Leitung der weniger löslichen Substanzen und somit auch der Fortbewegung des Inulins dienen könnten (vgl. Pfeffer, VI, p. 97), so stehen doch andrerseits einer Diffusion durch die Membran-Substanz keinerlei Bedenken gegenüber. Die Diffusion durch Membranen haben wir uns schwerlich so zu denken, dass die in Lösung befindlichen Molecüle durch vorgebildete röhrenförmige Gänge in der Membran durchgeseiht werden; gegen eine solche Vorstellung spricht schon die vielfach beobachtete Thatsache, dass die Durchlässigkeit bestimmter Membranen nur für bestimmte Substanzen gilt, und nicht von der Molecular-Grösse der diffundirenden Stoffe abhängig ist. Wenn Substanzen von hohem Molecular-Gewicht verhältnissmässig schwierig und langsam diffundiren, so ist zu beachten, dass solche Körper sich im Allgemeinen weniger löslich zeigen, als verwandte Stoffe mit kleinerem Molecül, wie z. B. von den Kohlenhydraten bekannt.

Denn wenn unter der Diffusion durch Membranen nicht ein Durchwandern von Poren zu verstehen ist, so kann dieselbe nur so zu deuten sein, dass die Molecüle der betreffenden Substanz sich frei zwischen den Molecülen der Membran-Substanz bewegen; wir werden also zu der Erklärung gedrängt, die diffundirende Substanz müsse sich innerhalb der Membran ebenso verhalten, wie ein gelöster Körper in seinem Lösungsmittel (vgl. Tammann, p. 264), sodass zwischen der Diffusion durch eine imbibirte Membran und der Diffusion durch eine Flüssigkeits-Schicht kein wesentlicher Unterschied bestehen würde[1]). Fünfstück ist darum im Unrecht, wenn er (l. c. p. 84) meint: „Der Satz Tammanns, dass ein Stoff, ausser Wasser, jene Membranen in dem Grade passiren kann, in welchem er in denselben löslich ist, ist keine Beantwortung, sondern nur eine andere Formulirung der Frage.“ Freilich wissen wir nichts über die Ursachen der Löslichkeit oder Unlöslichkeit der Substanzen in dieser oder jener Flüssigkeit; warum, um nur ein paar Beispiele anzuführen, gerade die Chlor-Verbindungen des Silbers und des Bleies sich in Wasser nicht lösen, während sonst Chloride meist sehr leicht löslich sind, warum Gummi arabicum in Wasser löslich, in Alkohol unlöslich, Schellack in Wasser unlöslich, in Alkohol löslich ist, dafür können wir keine Ursache angeben. Der Satz Tammann's ist aber darum von Werth, weil er ein für alle Male mit der verfehlten Poren-Theorie aufräumt und die Erscheinung der Diffusion unter den allgemeinen Begriff der Lösung unterordnet[2]). Fünfstück führt selbst jene Thatsache an, dass Alizarin von Baumwoll-Faser

[1]) Vergleichsweise sei hier an die Thatsache erinnert, dass Wasserstoff-Gas leicht durch gewisse Metalle diffundirt.

[2]) Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass nicht auch poröse Membranen existiren.

nur aufgenommen wird, nachdem dieselben mit Thonerde, Chromoxyd, Eisenoxyd oder dergleichen durchtränkt worden ist; es würden somit die Alizarin-Molecüle nicht in die weiteren Micellar-Interstitien der Faser, wohl aber in die engeren des Beizmittels eindringen können. Hieraus folgt aber meines Erachtens, dass es sich um ein capillares Eindringen in Micellar-Interstitien überhaupt nicht handelt. Vielmehr haben wir Analogien des geschilderten Vorgangs in gewissen Lösungs-Erscheinungen zu suchen; so lösen sich Jod, Silber-, Quecksilber-, Blei-Jodid wenig bis gar nicht in reinem Wasser, leicht aber in einer Jodkalium-Lösung.

Es wird somit auch das Inulin in dem Masse durch die Zellhäute diffundiren können, in welchem es in der Membran-Substanz löslich ist. Das Gleiche würde hinsichtlich der Plasmahaut gelten, die gegenüber dem flüssigen Protoplasma als ein verhältnissmässig fester, doch immerhin colloidaler Körper anzusehen ist (vgl. Pfeffer, IV, p. 234) und dem Eindringen eines Stoffes, der die Zelle zu erfüllen bestimmt ist, schwerlich Widerstand leisten wird. Dass überhaupt den Colloiden die Fähigkeit der Diosmose durchaus nicht abzusprechen ist, hat gleichfalls Pfeffer (V, p. 273) hervorgehoben.

Dass Inulin die Zellen leicht zu durchdringen vermag, lehrt übrigens ein Versuch, der freilich nicht die Vorgänge in lebenden Organismen wiederspiegelt. Wirft man eine aus einer *Dahlien-* oder *Topinambur*-Knolle herausgeschnittene Scheibe, nachdem man das äusserlich anhaftende Inulin durch Abspülen in Wasser entfernt, in starken Alkohol, so tritt fast momentan eine beträchtliche Trübung durch ausgefälltes Inulin auf, welches mit grosser Geschwindigkeit und in ansehnlichen Mengen aus den Zellen herausdiffundirt. Immerhin ist nicht anzunehmen, dass die durch den Alkohol bewirkte Wasser-Entziehung die Durchlässigkeit der Cellulose-Haut und der Plasma-Membran steigern sollten.

Auch will mir die von Zelle zu Zelle wiederholte Verzuckerung und Wiederbildung des Inulins darum wenig glaublich scheinen, weil es mir nicht gelungen ist, in dem Saft halbwüchsiger Knollen, in welchen doch eine Leitung der Substanz stattfindet, ein Enzym nachzuweisen, das diese Verzuckerung bewirken könnte.

Zu Vöchting's oben citirten Ausführungen ist aber weiterhin zu bemerken, dass die von Sachs entwickelte Theorie von der in der Stärke-Scheide wandernden transitorischen Stärke sich heutigen Tages wohl keiner allgemeinen Anerkennung mehr erfreut. Nach Sachs sollte bekanntlich die Ableitung der gewonnenen organischen Substanz in der Weise vor sich gehen, dass in der Stärkescheide gelöstes Kohlenhydrat (Zucker) wandere, das, wegen übergrosser osmotischer Wirksamkeit bei höherer Concentration, fortgesetzt in jeder Zelle zu Stärke condensirt und für den weiteren Transport wiederum in den löslichen Zustand umgesetzt würde, während das übrige Parenchym nur in Folge von Stauungen bei überwiegender Production zur Fortleitung benützt würde; die erzeugten Eiweiss-Stoffe aber nähmen den Weg durch die Siebröhren. Dagegen hat in neuerer Zeit Frank (vgl.

dessen Lehrbuch, I, p. 602 ff. und die citirten Arbeiten von Heine und und Blass) die Ansicht aufgestellt, dass das in der Stärkescheide angehäufte Amylum dort als Reserve-Material für Verwendung in nächster Nähe, zur Verstärkung der Bastfasern, niedergelegt sei, dass in gleicher Weise der Inhalt des Siebtheils für die Thätigkeit des Cambiums diene, und sowohl die Kohlenhydrate als die stickstoffhaltigen Verbindungen in löslicher Form, als Zucker bezw. als Amide, im Grundgewebe nach unten abgeleitet würden. Bezüglich der Siebröhren lassen sich nun freilich gewichtige Einwände erheben (vgl. Haberlandt, l. c. p. 288 und 341), obschon ein theilweiser Verbrauch des Phloem-Inhaltes für die Cambial-Thätigkeit keineswegs ausgeschlossen erscheint. Hinsichtlich der Function der Stärkescheide glaube ich mich indessen theils wegen der von Frank und Heine gegebenen Begründung, theils in Folge eigener, namentlich an Inulin-Pflanzen angestellter Beobachtungen der Frank'schen Anschauung völlig anschliessen zu sollen.

Die untersuchten Pflanzen stimmen durchweg darin überein, dass zur Zeit des regsten Transportes, namentlich in der Stengelbasis, wenn gegen Ende der Vegetations-Periode lösliche Kohlenhydrate, bald Inulin und Fructose (z. B. *Helianthus tuberosus*), bald Fructose allein (wie bei *Dahlia*) sich in grossen Mengen ansammeln, um dort der Ableitung in die Speicher-Organe zu harren, die Stärkescheide fast oder völlig entleert ist. In jüngeren Stengeltheilen, Blattstielen und Blattnerven, sowie überall da, wo direkter Verbrauch von Kohlenhydraten stattfindet, wie in der Nähe der Vegetations-Punkte, tritt auch in den Inulin-Pflanzen Stärke auf. So besitzen z. B. auch die Stolonen und Knollen von *Helianthus tuberosus* eine Stärkescheide, deren Inhalt während der Entwickelung aufgebraucht wird und in den Stolonen schon sehr frühzeitig, in den Knollen zur Zeit der Reife vollständig verschwunden ist. Auch in den Siebröhren der Inulin-Pflanzen fand ich regelmässig kleine, mit Jod sich violet färbende Stärkekörnchen; dieselben sollen nach Strasburger für die Ausbildung des Callus Verwendung finden. Ueberall zeigt sich also, dass Amylum in den Pflanzen-Theilen nur in nächster Nähe des Ortes auftritt, wo neuer Zellstoff gebildet werden soll, augenscheinlich eignet sich dasselbe hierfür wegen seiner näheren Verwandtschaft zur Cellulose besser als das Inulin (vgl. oben, p. 91).

Die Wanderung der Assimilations-Producte nach den Stätten der Speicherung vollzieht sich also in der Weise, dass wohl überall schon in den Blättern aus Glykose — die sich bei ausgiebiger Assimilation in den Chlorophyll-Körnern als Stärke niederschlagen kann — Fructose gebildet wird, die entweder schon im Blatt-Parenchym, oder in den Blattnerven, im Blattstiel oder in höheren oder tieferen Regionen des Stammes, oder endlich erst in den speichernden Organen selbst sich zu Inulin condensirt. Dorthin wird aber das Inulin, wenn es erst erzeugt ist, als solches, ohne weitere Umsetznng, transportirt [1]).

[1]) Einen Ausnahme-Fall fand ich nur vorübergehend bei *Helianthus tuberosus*. Die Stolonen dieser Pflanze sind in den ersten Zuständen der Entwickelung frei

Hiermit steht freilich die Lehrmeinung in Widerspruch, dass Speicherung nur dann stattfinden könne, wenn eine lösliche und diffundirbare Substanz innerhalb der Zelle, in die sie gelangt ist, in eine unlösliche oder doch nicht diffundirbare umgewandelt wird. Diese, dem physikalischen Experiment entnommene Anschauung ist indessen auf die lebende Zelle nicht unbedingt anwendbar. Man braucht nicht eine besondere Lebenskraft anzunehmen — das hiesse nur ein Räthsel durch ein anderes ersetzen — um zuzugestehen, dass im lebenden Organismus sich die Vorgänge unter Verhältnissen abspielen, die wir experimentell gar nicht nachzuahmen im Stande sind.

Peffer hat (III, p. 186) gezeigt, dass gewisse Anilinfarben, besonders Methylenblau, aus sehr verdünnter Lösung in lebenden Wurzelhaaren, Algenzellen und dergleichen gespeichert, d. h. im Zellsaft in höherer Concentration gelöst werden. Die Ursache dafür dürfte nach Pfeffer im Gerbstoff-Gehalt der Zelle zu suchen sein. Wir hätten uns also der bereits p. 97 erwähnten Erscheinung zu erinnern, dass bei Gegenwart einer bestimmten Beimengung gewisse Stoffe sich viel reichlicher lösen als in reinem Wasser.

Zudem zeigt jedoch auch die Beobachtung an Inulin-Pflanzen, dass sehr wohl eine Anreicherung gewisser Theile mit einem diffundirbaren Körper möglich ist; denn ein solcher ist der Fruchtzucker, der sich, von oben kommend, in der unteren Region des Stengels von *Helianthus tuberosus, Dahlia* etc., mehr und mehr anhäuft, und hier in viel höherer Concentration enthalten ist, als in den Blättern, aus denen er stammt. Was aber mit Fructose geschehen kann, das ist hinsichtlich der vorliegenden Frage auch dem Inulin nicht unmöglich.

Ob nun auch hier bei der Speicherung eine im Zellsaft vorhandene Substanz dahin wirkt, das Lösungsvermögen zu erhöhen, oder ob eine rotirende Bewegung des Protoplasten die — von Zelle zu Zelle natürlich nur äusserst geringen — Concentrations-Schwankungen hervorruft, welche die Anhäufung des Fruchtzuckers und des Inulins bedingen — darüber wage ich keine Entscheidung zu fällen; möglich dass beide Ursachen zusammenwirken (vgl. jedoch unten, p. 102).

§ 24. Ort der Fortleitung. Der Transport des Inulins findet wesentlich innerhalb der cambialen Zone statt, während für Stärke-Pflanzen allgemein das Rinden-Parenchym als Leitungsbahn der Kohlenhydrate angesehen wird (vgl. auch A. Fischer, III, p. 134 ff.). Und zwar sind es das Holz-Parenchym und besonders die den Xylem-Theil der Gefässbündel nach dem Mark hin umgebenden Zellen, die der Fortführung des Inulins

---

von Inulin; zur selben Zeit, wann die Spitze zur Knolle anzuschwellen beginnt, zeigt sich hier auch das erste Inulin. Jugendliche Knollen von ca. 1 cm Durchmesser waren schon ziemlich reich daran, ihre Stolonen aber, die bis zu 10 cm lang waren, enthielten kein Inulin, obwohl im Stamme solches vorhanden war. Die Substanz legt also diese Strecke des Weges als Zucker zurück. Später aber, wenn Bildung und Speicherung des Inulins in vollem Gange sind, findet man auch die Stolonen stets dicht damit erfüllt.

dienen. Den umgekehrten Fall fand ich nur einmal: Der Stamm von *Campanula pyramidalis* führte Inulin nur in einigen mittleren Schichten des Rinden-Parenchyms. Doch ist letzteres auch die bevorzugte Leitungsbahn in der Stengelbasis von *Jurinea Pollichii,* und auch der Stamm von *Sonchus palustris,* dessen Mark frühzeitig schwindet, leitet, ausser im Holz-Parenchym und in den Markstrahlen, beträchtliche Mengen von Inulin im Rinden-Parenchym nach abwärts.

Bei eintretender Stauung werden jedoch ganz allgemein weitere Theile des Grundgewebes, und zwar meist nach innen fortschreitend, zu genannter Function herangezogen. So findet man in der Stengelbasis der *Topinambur*-Pflanze alles innerhalb des Cambium-Ringes liegende Gewebe mit Ausnahme höchstens der innersten Markzellen, mit Inulin erfüllt, welches in den Stolonen auch jene Grenze noch überschreitet und seinen Weg durch das ganze Grundgewebe nimmt, einschliesslich des Rinden-Parenchyms.

Vöchting weist (l. c. p. 10, Anm.) darauf hin, dass er in eben jenen Stolonen, nachdem sie in Alkohol gelegen, stets dichte Anhäufungen von Inulin in den Gefässen gefunden habe; nach mündlicher Mittheilung weiss ich, dass Vöchting einen Transport der Substanz innerhalb dieser für nicht ausgeschlossen hielt. Letzterer Modus der Leitung, im Lumen der Gefässe, wird nun von G. Meyer (l. c. p. 357) als sicher erwiesen hingestellt, „eine Auffassung, die auch unseren heutigen Anschauungen über die Wanderung der im Wasser gelösten Pflanzennährstoffe am meisten entspricht.“

Mag nun auch der in den Gefässen aufsteigende Strom gelegentlich grössere Mengen Zucker enthalten (es kommt das wohl nur bei Holzgewächsen vor; vgl. A. Fischer, III, p. 150), so ist doch wohl eine durch die Gefässe vermittelte Ableitung nach unten bisher nicht bekannt geworden. Das Vorkommen von Stärke in Gefässen (vgl. hierüber A. Fischer, I. u. II.) ist ein zu vereinzelter und in seinem ursächlichen Zusammenhang noch zu wenig aufgeklärter Fall, als dass er als Analogon herangezogen werden könnte. Die Versuche mit Längsschnitten aus dem Stamm oder den Stolonen (G. Meyer, p. 357) können unmöglich beweisend sein, denn die angeschnittenen Gefäss-Lumina müssen ja, sobald sie mit dem Saft der verletzten Zellen in Berührung kommen, etwas davon ansaugen.

Wie leicht aber Alkohol-Material in Folge der Ortsveränderung, der das Inulin bei Alkohol-Einwirkung unterliegt, zu Täuschungen führen kann, darauf wurde schon oben (§ 4) hingewiesen; hier seien dafür noch einige schlagende Beispiele angeführt: Die Blattnerven von *Petasites niveus* werden bis in ihre letzten Auszweigungen von grossen Intercellular-Gängen durchzogen, die an den in Alkohol gelegten Objecten sich stets mit Inulin-Sphaeriten erfüllt zeigten; im Blattstiel von *Ligularia Kaempferi* fand ich im mittleren grosszelligen Grundgewebe ein Bild, das einem Collenchym täuschend ähnlich war, bei näherer Betrachtung aber erkennen liess, dass die kleinen dreieckigen Zwischenräume im Parenchym dicht mit Inulin erfüllt waren — in

den Intercellularen wandert das Inulin aber sicherlich nicht. Wenn also G. **Meyer** betont, dass seine mit Orcin-Reaction gewonnenen Resultate „stets durch die des Alkohol-Materials bestätigt wurden“, so muss ich dem entgegenhalten, dass der Befund an Alkohol-Material für die in Betracht kommende Frage eher das Gegentheil von dem beweist, was er nach M. beweisen soll.

Dass **Vöchting** grade in den Stolonen, nicht im Stamm die Gefässe Inulin führend fand, ist aus dem anatomischen Bau der beiden Organe zu erklären: Die Stolonen bestehen aus kleineren, ziemlich dicht liegenden und mit Zellsaft erfüllten Zellen, durch die der Alkohol viel weniger rasch vordringt, als in den Gefässen; der Stengel aber besitzt ein grosszelliges, lockeres, zum Theil lufthaltiges Mark, in welchen wiederum der Alkohol sich rascher vorwärts bewegen kann, als in den Gefässen.

Wo aber die erste Einwirkung des Alkohols stattgefunden hat, da werden auch bedeutende Mengen Inulin ausgefällt. Ein schönes Objekt hierfür geben Zwiebelschuppen von *Leucoium,* die, nachdem sie in Alkohol gelegen, schon mit blossem Auge helle, durchsichtige Streifen erkennen lassen: die Inulin-Massen, die sich um die Gefässbündel herum niedergeschlagen haben.

Wirklich einwandsfrei lässt sich die Frage nur an im Ganzen möglichst rasch getrockneten Pflanzen beantworten, und hier fand ich die Gefässe frei von Inulin. Wie es möglich sein soll, dass in den Gefässen vorhandenes Inulin sich beim Austrockenen in die Parenchym-Zellen zurückziehe (vgl. G. **Meyer**, l. c.), ist mir nicht erklärlich.

G. **Meyers** Ausführungen bleiben uns somit den Beweis dafür schuldig, dass die Ableitung des Inulins in wesentlich anderer Weise geschehe, als von anderen Substanzen bekannt ist: durch Diffusion innerhalb des Grundgewebes.

§ 25. **Art der Speicherung.** Wie bekannt, findet sich das Inulin stets in gelöstem Zustand in den Pflanzenzellen vor. Schon in den leitenden Geweben, hier von oben nach unten zunehmend, ist die Concentration der Lösung sehr hoch; in den Speicher-Organen steigt dieselbe, wie bereits oben (§ 2) bemerkt, bis über 30 Gewichtstheile auf 100 Theile Wasser und kann durch Austrocknen noch merklich erhöht werden, ehe eine Ausfällung stattfindet.

Diese ist nun aber (vgl. § 2) leicht zu erreichen, wenn man den ausgepressten Saft von *Dahlien-* oder *Topinambur*-Knollen, zur Zeit, wenn sie am reichsten an Inulin sind, eine kurze Weile an der Luft stehen lässt. Zur Erklärung der Erscheinung dürfte die geringe Verdunstung, die während des Zerreibens, Auspressens und Filtrirens unvermeidlich ist, wohl nicht genügen; noch weniger haben wir den Anlass dazu, wie **Dragendorff** (p. 59) will, „in den festen Formbestandtheilen — Trümmern unorganischer und organischer Substanzen, Keimen niederer organischer Wesen, — welche für gewöhnlich in ihr (sc. der Luft) vorkommen“, zu suchen. Bakterien-Keime oder dergleichen sind sicherlich unschuldig daran, und wo krystallinische

Substanzen in Folge von Berührung der übersättigten Lösung mit einem festen Körper zum Auskrystallisiren bewogen werden, pflegt sich dieser Vorgang wohl allgemein wesentlich rascher, ja oft fast momentan abzuspielen.

In unserem Falle wird die Ausfällung zwar durch Bedeckt-Halten der Lösung verzögert; sie geschieht aber augenblicklich, wenn man letztere im Reagenzglas zum Kochen erhitzt. Die wahrscheinliche Erklärung ist darum wohl die, dass ein von der lebenden Zelle erzeugter, enzymartiger Stoff, der an der Luft (durch Oxydation?) und bei Siedehitze seine Wirksamkeit einbüsst, das Inulin in jener leicht löslichen Modification erhält, welche sofort in die schwer lösliche übergeht, wenn jener zu wirken aufhört.

§ 26. Ort der Speicherung. Der Ort der Speicherung bietet nun durchaus nichts Besonderes. Als Organe derselben kommen bei den staudenartigen Pflanzen durchweg unterirdische in Betracht, Rhizome, Knollen oder fleischig angeschwollene Wurzeln.

Das Inulin führende Gewebe ist in den Rhizomen meist das Mark und das Holz-Parenchym, in stark verholzten sind namentlich die Markstrahlen reich daran. *Rudbeckia laciniata* enthält vom Mark bis zum Rinden-Parenchym reichlich Stärke, das letztere ist aber frei von Inulin. *Leucoium vernum* und *Galanthus nivalis* enthalten solches nur in den Zwiebel-Schuppen, neben sehr viel Stärke, in der Achse ist diese allein vorhanden. Bei Holzpflanzen findet auch eine oberirdische Speicherung statt [1]), und zwar sind es auch hier wieder Mark und Markstrahlen oder auch, wie bei *Eupatorium odoratissimum*, nur die letzteren, die als Behälter für den Reservestoff dienen.

In Wurzeln erfüllt das Inulin das gesammte Grundgewebe, in der stark verholzten Wurzel von *Cichorium Intybus* nur ausserhalb der Cambialzone, nicht im Xylem, und tritt fast ausschliesslich in rübenförmig verdickten Wurzeln auf, wie z. B. von *Dahlia variabilis, Cirsium canum, Cichorium Intybus, Campanula Rapunculus, Phyteuma spicatum, Ph. nigrum* u. a. Nur bei *Eupatorium cannabinum* und *Tussilago Farfara* fand ich es auch in den 1 bis 2 mm starken Wurzelfasern des Rhizomes; schon etwas stärker und fleischiger, von etwa 4 mm Durchmesser, sind die gleichfalls Inulin führenden Adventivwurzeln von *Senecio umbrosus*.

Weiterhin ist aber das Vorkommen des Inulins in den Sporen (nicht nur in den Sporangien) der oben genannten *Siphoneen* zu erwähnen; Cramer hat (l. c.) dasselbe für *Botryophora occidentalis* und *Polyphysa Peniculus* nachgewiesen, doch ist es auch in den reifen Sporen von *Acetabularia mediteranea* reichlich vorhanden.

Die letztere Erscheinung ist wohl nur ermöglicht durch den verhältnissmässig grossen Wassergehalt der Sporen; die Samen der höheren Pflanzen

---

[1]) So natürlich auch in oberirdisch kriechenden Stengeln, wie bei *Selliera radicans* und in den succulenten Stämmen der *Kleinien*.

sind zu wasserarm, als dass eine gelöste Substanz darin als Vorrathsstoff eingeschlossen sein könnte (vgl. Peffer, VI, p. 469).

§ 27. Transitorisches Auftreten in der Blüthen-Region. Dagegen tritt in einigen Fällen in der Blüthen-Region Inulin auf, das sich in der reifen Frucht nicht wiederfindet. *Cynara Scolymus* (vgl. Pistone e de Regibus l. c.) enthält im Receptaculum und den Hüllblättern des Blüthenkopfes, sowie in der denselben tragenden Achse reichlich Inulin; die Samen aber führen als stickstoff-freien Reservestoff fettes Oel, wie wohl allgemein in dem ganzen Verwandtschaftskreise (vgl. auch Kraus, II, p. 334). Daniel (l. c.) fand Inulin in den Köpfen — Blüthenboden und Basis der Involucral-Blätter — von anderen *Cynareen: Lappa, Kentrophyllum, Chamaepeuce, Cirsium, Centaurea* sp. div. (Arten sind nicht genannt!) *Onopordon Acanthium, Carduus tenuiflorus,* bei *Corymbiferen* nur bei *Carpesium cernuum* und ungenannten *Helianthus*-Arten [1]). Dabei hat er auch beobachtet, dass das Inulin von jener Stelle während des Heranreifens der Samen verschwindet. Für *Carlina acaulis* konnte ich am gleichen Ort Inulin nachweisen; die halbreifen Samen des untersuchten Exemplars waren frei davon [2]).

Inulin findet sich aber auch in beträchtlicher Menge in den Stielen halbreifer Früchte von *Selliera radicans.* Während der Blüthezeit enthalten die Stiele reichlich Stärke, und zwar, ausser der Stärkescheide, namentlich im Grundgewebe innerhalb des Bündelringes; einige Zeit nach der Befruchtung ist die Stärke verschwunden und ist an der gleichen Stelle, bis an die Frucht-Basis heran, Inulin vorhanden, das aber auch hier nicht als solches in die reifenden Samen übergeht.

Es liegt also hier der besondere Fall vor, dass das Inulin, entgegen seinem sonstigen Verhalten, eine lange Strecke nach aufwärts wandert und am Endpunkt der Wanderung nicht als solches gespeichert, sondern in eine andere Substanz, in fettes Oel, umgewandelt wird.

§ 28. Verhalten während der Ruheperiode. Denn der regelmässige Verlauf der Erscheinungen ist der, dass das Inulin, am Ende seiner Wanderung angelangt, vor der endgiltigen Verwendung eine Ruhezeit durchmacht.

---

[1]) Letztere Angabe erscheint mir zweifelhaft: in den Blüthenköpfen von *Helianthus annuus* und *H. tuberosus* habe ich vergeblich nach Inulin gesucht. Sollte D. durch Sphaerite anderer Art sich haben täuschen lassen? Im Receptaculum von *Inula britannica* fand ich Sphaerite von einem Calcium-Salz, und am gleichen Ort bei *Tussilago Farfara* Inulin-ähnliche Gebilde, die die gleiche Art der Doppelbrechung besassen, aber keine merkliche Quellung zeigten, sich rasch in kaltem Wasser auflösten und aufgenommenen Farbstoff festhielten, auch nicht auf Calcium reagirten, also jedenfalls organischer Natur waren. — Es ist nicht alles Inulin, was in *Compositen* vorkommt und Sphaerite bildet.

[2]) Die halbfertig überwinternden Köpfchen von *Tussilago Farfara* enthalten kein Inulin; solches findet sich erst in der Achse.

Während derselben geht nun allerdings jene schon oben (p. 56) erwähnte, tiefgreifende Veränderung in den Vorraths-Behältern vor sich. In den *Topinambur*-Knollen beginnt schon im November eine Umsetzung des Inulins zu Laevulin (vgl. über dieses Dragendorff, p. 79, Dieck und Tollens, p. 189, v. Reidemeister l. c.), das viel leichter löslich ist als Inulin und in Alkohol keine Sphaerite erzeugt, sondern in schaumigen Massen erstarrt, ähnlich wie die Reservestoffe der in § 19 genannten Monocotyledonen. Auch ist es mit Hefe direkt vergährbar, ein Umstand, der für die Spiritus-Brennerei von Wichtigkeit ist, da er die technische Verwendung wesentlich erleichtert (vgl. Dieck und Tollens l. c.).

Um die Jahreswende ist in den Knollen Inulin nur noch spurenweise zu finden, ähnlich wie bei *Dahlia variabilis*, wo jedoch die Umwandlung etwas später sich vollzieht[1]). Gegen das Frühjahr hin tritt jedoch wiederum die entgegengesetzte Erscheinung auf, das Laevulin wird, wenigstens zu einem grossen Theil, in Inulin zurückverwandelt.

Vielleicht haben wir Analogieen zu dieser periodischen Umsetzung in der winterlichen Auflösung der Stärke in Holzgewächsen (vgl. A. Fischer, III, p. 92 und 150) zu suchen. Die Auflösung der Rindenstärke zu Glykose in den Stärke-Bäumen, die Umwandlung der gesammten Stärke zu Oel bei den Fettbäumen, und die beiden gemeinsame Neubildung der Stärke im Frühjahr wären jener Erscheinung vergleichbar; — zu beachten ist in unserem Falle, dass das gesammte Inulin umgesetzt wird, und zwar in eine Substanz, die ein Zwischenglied zwischen jenem und Zucker darstellt.

Von Stärke speichernden Stauden scheint Aehnliches noch wenig beobachtet zu sein; ausser den sehr dürftigen Notizen bei Rosenberg (l. c.) fand ich in der Litteratur nur die auf süsse Kartoffeln bezüglichen Arbeiten von Müller-Thurgau (s. Litt.-Verz.). Doch tritt in den ruhenden Kartoffel-Knollen nur ein Theil der Stärke in den Umwandlungs-Process ein, dessen Ergebniss wiederum Glykose, neben dieser auch Saccharose ist.

Die physiologische Bedeutung dieser Umsetzungen ist wohl mit Sicherheit, und in Uebereinstimmung mit den genannten Autoren, in einer Anpassung für Frostschutz zu suchen, wie auch der reiche Zuckergehalt wintergrüner Blätter, den Lidforss (l. c.) beobachtet hat. Doch wird an unseren Knollen die Laevulin-Bildung durch Kälte nicht inducirt, geschieht vielmehr auch an Stücken, die man im Zimmer aufbewahrt, sodass wir hier wohl eine durch Vererbung erworbene Gewohnheit vor uns sehen — analog etwa den Pflanzen, die ihre periodischen Schlafbewegungen auch dann noch ausführen, wenn sie dem Wechsel von Licht und Dunkelheit entzogen sind.

§ 29. Verbrauch des Inulins. Vor Wiederbeginn der Vegetation geht, wie bemerkt, das Laevulin wieder in Inulin zurück, das sich auch in

[1]) Von anderen Pflanzen habe ich nur *Bellis perennis* untersucht, die eine eigentliche Ruhe-Periode nicht durchmacht. Deren Achsen sind bis zum März frei von Inulin, erst im späteren Frühjahr füllen sie sich wieder mit dem Reservestoff.

solchen Knollen, die schon einen Spross getrieben haben, noch vorfindet; erst wenn dieser 80—100 cm Höhe erreicht hat, findet man das Speicher-Gewebe frei von Inulin. Die Zurückverwandlung in Zucker findet theils unterirdisch, theils erst im austreibenden Spross statt, wobei auch wieder verschiedene Pflanzen sich verschieden verhalten.

Bei *Dahlia variabilis* und *Helianthus tuberosus* gehen keine nachweisbaren Mengen von Inulin in den Spross über (vgl. auch Prantl, Abbildung 1 und 2), während bei *Eupatorium cannabinum* und *Rudbeckia laciniata* noch ziemlich viel von dieser Substanz in die Basis des emporwachsenden Stengels heraufsteigt. Immer aber findet eine rasche Umsetzung in Zucker statt[1]), da das Inulin augenscheinlich zur direkten Verwendung nicht geeignet ist. Auch der entstehende Zucker, jedenfalls Fructose, muss eine weitere Umwandlung zu Glykose durchmachen. Diese letztere, wie auch namentlich ihr Condensations-Product, das Amylum, findet sich dann überall, letzteres in Gestalt winziger Körnchen, in der Nähe des Stammscheitels, Stärke auch besonders in der Stärkescheide, worauf bereits Sachs und Prantl hingewiesen haben. Die Inulin-Pflanzen verhalten sich hierin völlig analog denen, die Stärke speichern.

Die Auflösung des Inulins in Zucker findet, wie Green (l. c.) gezeigt hat, durch ein mit der Diastase nicht identisches, durch Glycerin extrahirbares Enzym statt, dem der Name Inulase beigelegt wurde[2]). Wie diese nicht auf Stärke, so wirkt nach Dragendorff (p. 89) Diastase nicht auf Inulin.

Die Inulase ist nach G. in der ruhenden Knolle nicht vorhanden, lässt sich aber durch 24-stündiges Erwärmen auf 35° künstlich hervorrufen.

In einem Punkte unterscheiden sich Inulin führende Knollen wesentlich von Stärke speichernden. Kartoffel-Knollen bilden bekanntlich, wenn man sie anschneidet, auf der Schnittfläche eine Korklage, die eine weitere Verdunstung verhindert. Ebenso behandelte Knollen von *Helianthus* oder *Dahlia* vertrocknen an der Schnittfläche und die collabirenden obersten Zellschichten bilden durch ihren reichen Inulin-Gehalt eine Art Kruste, die gleichfalls auf die Verdunstung aus dem Inneren einigermassen hemmend wirkt.

Warum in diesem Falle kein Wundkork gebildet werden kann, ist nun unschwer zu erklären: Der ruhenden Knolle fehlt das Enzym, durch welches das Inulin zersetzt und zur Zellenbildung verwendbar gemacht werden könnte; eine direkte Umwandlung des Inulins in Zellstoff ist aber nach dem, was p. 91 gesagt wurde, ausgeschlossen. In den Kartoffel-Knollen aber findet (nach Müller-Thurgau) eine fortgesetzte Zuckerbildung aus Amylum statt, und somit ist gegebenen Falles auch die Neubildung von Zellen ermöglicht.

---

[1]) Laevulin ist jetzt mikroskopisch nicht mehr nachzuweisen.

[2]) Das gleiche oder doch ein ähnlich wirkendes Ferment erzeugt nach Bourquelot (l. c.) der *Aspergillus niger* v. Tiegh, durch welchen Inulin in gährungsfähigen Zucker umgewandelt wird.

Wie in anderen Punkten, so verhalten sich auch hinsichtlich des Grades, bis zu welchem das Inulin für Spross-, Blüthen- und Frucht-Bildung verbraucht wird, wiederum nicht alle Pflanzen-Arten gleich. Prantl hat (p. 51) darauf hingewiesen, dass Exemplare von *Cichorium Intybus* sich zuweilen durch Blüthen- und Fruchtbildung derart erschöpfen, dass sie im Herbst in der Wurzel kein Inulin enthalten. Ich konnte das bestätigen, doch nur für ältere Pflanzen; jüngere Individuen, mit etwa fingerdicker Wurzel, waren, trotzdem sie reichlich geblüht und gefruchtet hatten, doch auch reich an dem Reservestoff. Jene Erscheinung dürfte auch ziemlich vereinzelt dastehen; wenigstens konnte ich hinsichtlich des Inulin-Gehaltes von Individuen, die geblüht und solchen die nicht geblüht hatten, bei keiner anderen Art einen wesentlichen Unterschied feststellen.

Den umgekehrten Fall, die fast völlige Inanspruchnahme der Assimilate für die Reserve-Behälter, finden wir bei *Helianthus tuberosus,* den man bei uns nur selten blühend sieht, der aber stets grosse Mengen von Inulin speichert.

Die ausgekeimten Knollen von *Helianthus* und *Dahlia,* führen, wie bemerkt, kein Inulin mehr, wenn der Spross eine gewisse Höhe erreicht hat. *Leucoium*- und *Galanthus*-Zwiebeln enthalten während des Austreibens gleichfalls kein Inulin, jedoch noch reichlich Stärke. Bei anderen Pflanzen hingegen, wie *Chrysanthemum, Leucanthemum, Cirsium heterophyllum, Hypochoeris helvetica, Hieracium vulgatum, Phyteuma nigrum* und *Ph. spicatum,* fand ich während der Blüthezeit die Speicher-Organe noch reich an Inulin.

§ 30. Schlussbetrachtung. Kurz zusammengefasst, und abgesehen von den nicht unbeträchtlichen Unterschieden im Verhalten der verschiedenen Pflanzen-Arten, ergeben sich also folgende allen gemeinsame Stufen des Stoffwechsels: Assimilation, Bildung von Glykose, Umsetzung derselben in Fructose, Condensation der letzteren zu Inulin, Abführung in die Speicher-Organe, Umwandlung in Laevulin und Zurückverwandlung in Inulin, abermalige Auflösung, deren Product diesmal wesentlich Fructose ist, Umsetzung dieser in Glykose, und Verbrauch der letzteren für den austreibenden Spross, dabei vorübergehende Ablagerung als Stärke, namentlich in der Stärkescheide.

Im Allgemeinen dürften die Inulin-Pflanzen gegenüber den Stärke-Pflanzen etwas im Vortheil sein, sofern das Inulin an sich leitungsfähig ist, welche Eigenschaft der Stärke natürlich abgeht, und doch durch sein hohes Molecular-Gewicht ein übergrosser osmotischer Druck vermieden wird, der sich einstellen müsste, wenn die gleiche Substanz-Menge als Zucker die der Leitung dienenden Zellen erfüllte.

Litteratur-Verzeichniss.

Ambronn, H. Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops bei histologischen Untersuchungen. Leipzig, 1892.

Assfahl, E. Ueber die Ernährung grüner Pflanzenzellen mit Glycerin. Inaug.-Diss. Erlangen, 1893.

Beauvisage. L'inuline dans les Ionidium. Bullet. de la Soc. Roy. de Botanique de Belgique, 1888, p. 12.

Béchamp. Sur l'inuline. Bull. de la Soc. Chimique de Paris, III. Ser. T. IX. 1893, p. 212.

Belzung, E. Nature des sphérocristaux des Euphorbes cactiformes. Journ. de Botanique, 1893, p. 221.

Blass, Untersuchungen über die physiologische Bedeutung des Siebtheiles der Gefässbündel. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik, XXII. Bd., 1891, p. 253.

Blezinger, Th. Ueber Irisin. Inaug.-Diss. Erlangen, 1892.

Böhm, J. Ueber Stärkebildung aus Zucker. Bot. Zeit. 41. Jg., 1883, p. 33.

Bourquelot, E. Inulase et fermentation alcoolique indirecte de l'inuline. Comptes rendus, T. 116, 1893, p. 1143.

Bütschli, O. I. Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. Verhandlung des Naturhist. Medicin. Vereins zu Heidelberg. Neue Folge, 5. Bd. 1. Heft, 1893, p. 28.

II. Ueber die Schaumstructur geronnener Substanzen. Ibid. p. 42.

III. Ueber den feineren Bau der Stärkekörner. Ibid. p. 89.

IV. Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphaerokrystallen und die Structur von Cellulose- und Chitinmembranen. Ibid. 3. Heft, 1894, p. 230.

V. Ueber den Bau quellbarer Körper und die Bedingungen der Quellung. Abhandl. der königl. Gesellsch. der Wissenschaften zu Göttingen. Mathem. physik. Classe. 40. Bd. 1895.

VI. Ueber Structuren künstlicher und natürlicher quellbarer Substanzen. Verh. d. Nat.-Med. V. zu Heidelberg. N. F. 5. Bd.. 4. Heft, 1896, p. 360.

VII. Ueber die Herstellung von künstlichen Stärkekörnern oder von Sphaerokrystallen der Stärke. Ibid. 5. Heft, 1897, p. 457.

Correns, C. I. Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembran. Pringsh. Jahr. f. wissensch. Botanik, XXIII. Bd., 1891, p. 250.

II. Ueber die Membran von Caulerpa. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XII. Bd., 1894, p. 355.

Cramer, C. Ueber die verticillirten Siphoneen. Denkschr. der Schweizerischen Naturforsch. Gesellschaft, XXX. Bd., 1887.

Daniel, L. Sur la présence de l'inuline dans les capitules d'un certain nombre de Composées. Comptes rendus de la Société de Biologie, 9. Serie, T. 1., 1889; No. 10, p. 182.

Dieck und Tollens. Ueber die Kohlenhydrate der *Topinambur*-Knollen. Journal für Landwirthschaft, Jahrg. 1878.

Dragendorff, G. Materialien zu einer Monographie des Inulins, St. Petersburg, 1870; Separat-Abdruck aus der pharmaceut. Zeitg. für Russland.

Ehrhardt, E. Chemische Untersuchung der wesentlichen Bestandtheile des *Leucoium vernum* und des *Narcissus poeticus*. Inaug.-Diss. Jurjew, 1893.

Ekstrand, A. G. und Johanson, C. J. Zur Kenntniss der Kohlenhydrate. Ber. der Deutsch. Chem. Gesellsch. 1887, p. 3311, und 1888, p. 594.

Fischer, A. I. Ueber ein abnormes Vorkommen von Stärke in Gefässen. Bot. Zeitg. 43. Jg. 1885, p. 89.

II. Neue Beobachtungen über Stärke in Gefässen. Bericht der Deutsch. Botan. Gesellsch. IV. Bd. 1886, p. X, c. VII.

III. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Pringh. Jahrb. XXII. Bd. 1891, p. 73.

Fünfstück, M. Ueber die Permeabilität der Niederschlagsmembranen. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. XI. Bd. 1893, p. 80. Generalversammlungs-Heft.

Green, I. R. On the germination of the tuber of the Jerusalem Artichoke (*Helianthus tuberosus*). Annals of Botany. I. 1887/88, p. 223.

Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Leipzig, 1896.

Hansen, Ad. Ueber Sphaerokrystalle. Arbeiten des Botan. Instit. in Würzburg, herausgeg. von Sachs. III. Bd. 1888, p. 92.

Heine, H. Die physiologische Bedeutung der Stärkescheide. Landwirthsch. Versuchs-Stationen. XXXV. Bd, 1888, p. 161.

Keller, H. Ueber die Kohlenhydrate der *Monocotyledonen*, insbesondere Irisin, Sinistrin und Triticin. Inaug.-Diss. Münster, 1877.

Kiliani, H. Ueber Inulin. Lieb. Annalen. 205. Bd. 1880, p. 145.

Klebs, G. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuchungen aus dem Botan. Instit. zu Tübingen. II. Bd. 3. Heft, 1888, p. 489.

Kraus, G. I. Mittheilung über das Verhalten des Zuckersaftes der Zellen gegen Alkohol und Glycerin und die Verbreitung des Zuckers. Sitzungsber. der Naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Sitzg. vom 20. Mai 1876, p. 8.

II. Das Inulin-Vorkommen ausserhalb der Compositen. Botan. Zeitung. 35. Jg. 1877, p. 329.

III. Ueber Inulin bei den *Violaceen*. Sitzungsber. der Naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Sitzg. vom 25. Jan. 1879.

Laurent, E. Ueber Stärkebildung aus Glycerin. Botan. Zeitg. 44. Jg. 1886, p. 151,

Leitgeb, H. I. Ueber die durch Alkohol in Dahlienknollen hervorgerufenen Ausscheidungen. Botan. Zeitg. 45. Jg. 1887, p. 129.

II. Die Sphaerite. Mittheilungen aus dem Botan. Instit. zu Graz. II. Heft. 1888, p. 255.

Lidforss, B. Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. Botan. Centralbl. Bd. 68, 1896, p. 33.

Lippmann, E. O. v. Die Chemie der Zuckerarten. Braunschweig 1895.

Meyer, Arthur. I. Ueber Gentianose. Zeitschr. für physiologische Chemie. Bd. 6, 1881, p. 135.

II. Ueber Lactosin, ein neues Kohlenhydrat. Ber. der Deutsch. Chem. Gesellsch. Jg. 17, 1884, p. 685.

III. Ueber die Assimilations-Produkte der Blätter höherer Pflanzen. Bot. Zeitg. 43. Jg. 1885, p. 417.

IV. Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glycerin. Botan. Zeitg. 44. Jg. 1886, p. 81.

V. Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895.

Meyer, G. Beiträge zur Kenntniss des *Topinambur*. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. XIV. Bd. 1896, p. 347.

Möbius, M. Sphaerokrystalle von Kalkoxalat in *Cacteen*. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. III. Bd. 1885, p. 178.

Müller-Thurgau, H. I. Ueber Zuckeranhäufung in Pflanzentheilen in Folge niederer Temperatur. Landwirthsch. Jahrb. XI. Bd. 1882. p. 751.

II. Beitrag zur Erklärung der Ruheperiode der Pflanzen. Ibid. XIV. Bd. 1885, p. 851.

III. Ueber die Natur des in süssen Kartoffeln sich vorfindenden Zuckers. Ibid. p. 909.

Müller, N. J. C. Polarisationserscheinungen und Molecularstructur pflanzlicher Gebilde. Pringsh. Jahrb. XVII. Bd. 1886, p. 1.

Nägeli, C. I. Die Stärkekörner. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 2. Heft. Zürich, 1858.

II. Sphaerokrystalle in *Acetabularia*. Sitzungsber. der bayr. Akademie, der Wissensch. 1862, I. Bd.

Nägeli, W. Beiträge zur näheren Kenntniss der Stärkegruppe. Leipzig, 1874.

Nernst, W. Ein osmotischer Versuch. Zeitschr. f. physikal. Chemie. VI. Bd. 1890, p. 37.

Penzig, O. Untersuchungen über *Drosophyllum lusitanicum*. Inaug. Dissert. Breslau, 1877.

Pfeffer, W. I. Hesperidin, ein Bestandtheil einiger *Hesperideen*. Botan. Zeitg. 32. Jg. 1874. p. 529.

II. Osmotische Untersuchungen. Leipzig, 1877.

III. Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Ein Beitrag zur Mechanik des Stoffaustausches. Untersuchungen aus dem Botan. Instit. zu Tübingen II. Bd. 2. Heft, 1886, p. 179.

IV. Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhandl. der math. phys. Classe der k. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. XVI. Bd. No. II. 1890, p. 185.

V. Studien zur Energetik der Pflanze. Ibid. XIII. Bd. No. III. 1892, p. 151.

VI. Pflanzen-Physiologie. II. Aufl. 1. Bd. 1897.

Pistone e de Regibus, Sull' esistenza di notevoli quantita d'inulina nelle brattee del Carciofo commune *(Cynara Scolymus)*. Giorn. della R. Acad. di medic. XLV. 1883, p. 560.

Planta, A. v. und Schulze, E. Ueber ein neues krystallisirbares Kohlenhydrat (Stachyose). Ber. der Deutsch. Chem. Gesellsch. 1890, p. 1699.

Prantl, K. Das Inulin. München, 1870.

Purjewitsch, K. Ueber die Wabenstructur der pflanzlichen organisirten Körper. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. XV. Bd. 1897, p. 339.

Reidemeister, A. W. v. Ein Beitrag zur Kenntniss des Levulins, Triticins und Sinistrins. Inaug.-Diss. Dorpat. 1880.

Rodewald, H. Thermodynamik der Quellung mit specieller Anwendung auf die Stärke und deren Moleculargewichtsbestimmung. Zeitschr. für physikal. Chemie. XXIV. Bd. II. Heft, 1897, p. 193.

Rosenberg, O. Die Stärke der Pflanzen im Winter. Vorläuf. Mitth. Botan. Centr.-Blatt. 66. Bd. 1896, p. 337.

Rosenbusch, H. Mikroskopische Physiographie der petrographisch wichtigen Mineralien. III. Aufl. Stuttgart, 1892.

Rothert, W. Einige Bemerkungen zu Arthur Meyer's Untersuchungen über die Stärkekörner. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. XV. Bd. 1897, p. 231.

Sachs, J. Ueber die Sphaerokrystalle des Inulins und dessen mikroskopische Nachweisung in den Zellen. Bot. Zeitg. 22. Jg. 1864, p. 77.

Salter, J. H. Zur näheren Kenntniss der Stärkekörner. Pringsh. Jahrb. XXXII. Bd. 1898, p. 117—166.

Steinbrinck, C. Zur Kritik von Bütschli's Anschauungen über die Schrumpfungs- und Quellungsvorgänge in der pflanzlichen Zellhaut. Ber. der Deutsch. Bot Gesellsch. XV. Bd. 1897, p. 29.

Strasburger, Ed. Die pflanzlichen Zellhäute. Pringsh. Jahrb. XXXI. Bd. 1898, p. 511—598.

Tammann, G. Ueber die Permeabilität von Niederschlagsmembranen. Zeitschr. für physikal. Chemie. X. Bd. 1892, p. 255.

Tanret. I. Sur les hydrates de carbone du topinambour. Comptes rendus, T. 116, 1893, p. 514.

II. Ibid. T. 117, 1893, p. 50.

Tollens, B. Handbuch der Kohlenhydrate. Breslau. I. Bd. 1888, II. Bd. 1895.

Vöchting, H. Ueber die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des *Helianthus tuberosus* und *Helianthus annuus*. Sitzungsber. der Kgl. Preuss. Akademie der Wissensch. zu Berlin. 34. Bd. 1894. Physik.-mathem. Classe. p. 705.

de Vries, H. I. Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Pringsh. Jahrb. XIV. Bd. 1883, p. 427.

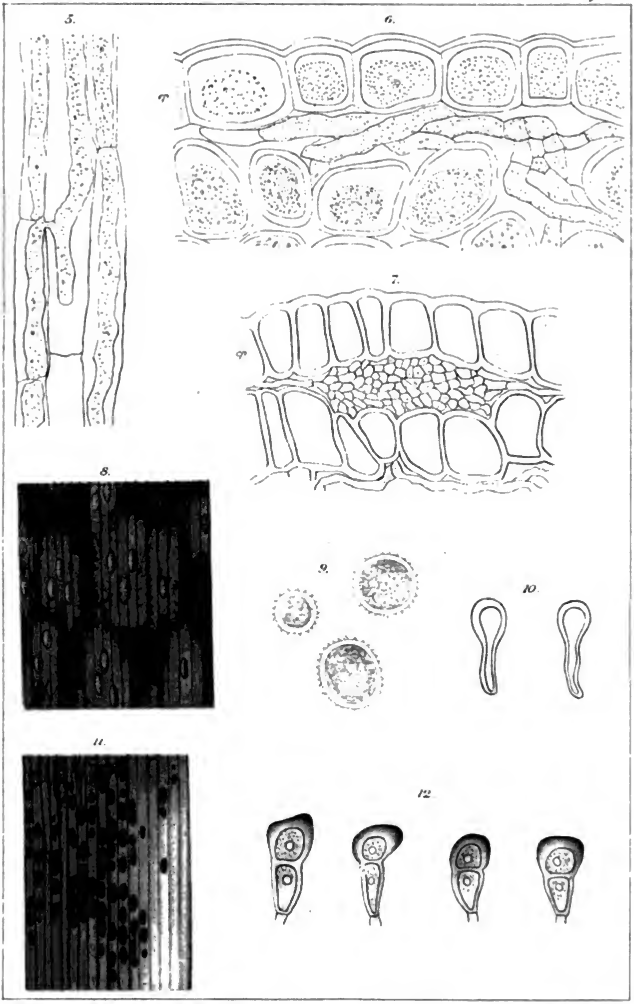
II. Ueber den isotonischen Coëfficienten des Glycerins. Botan. Zeitg. 46. Jg. 1888, p. 229.

III. Ueber eine neue Anwendung der plasmolytischen Methode. Ibid. p. 393.



H. Sjöberg & J. Eriksson, del. G. Tholander lith.

Central-Trykeriet, Stockholm



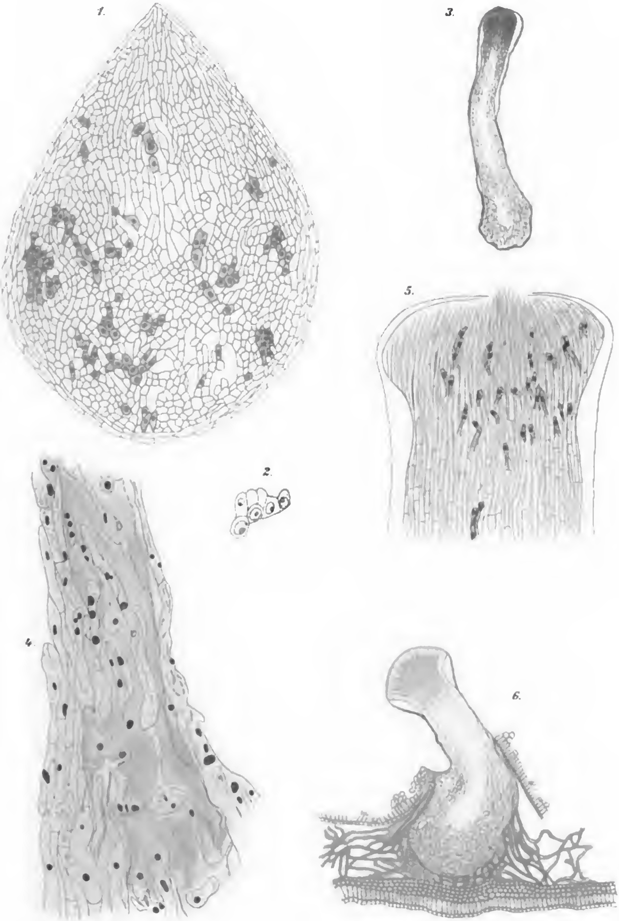
H. Sjöberg & J. Eriksson del. G. Thelander lith. Central-Tryckeriet Stockholm.



H. Sjöberg & J. Eriksson del. G. Thelander lith. Central-Tryckeriet Stockholm.

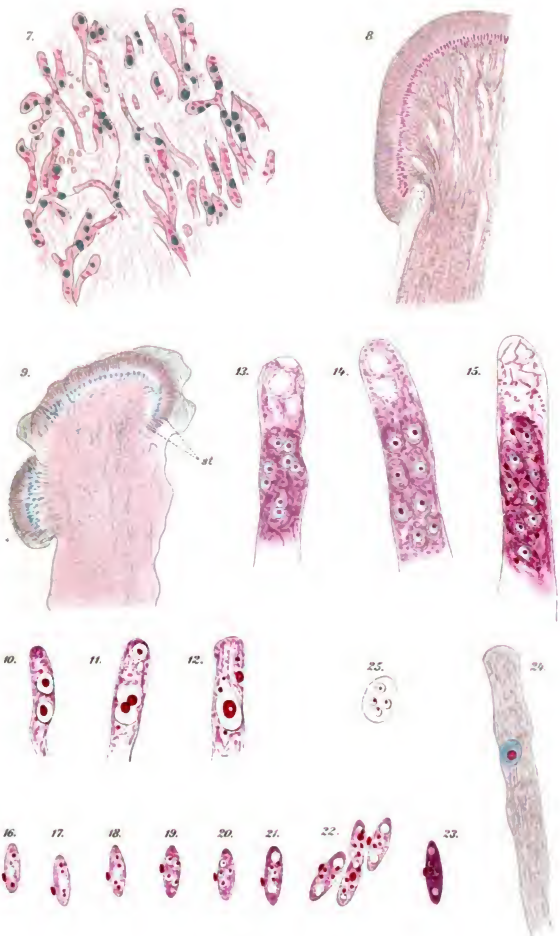


Phot. und Lichtdr. von Gen. Stab. Lith. Anst. Stockho



Dietrich gez.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig


7.
8.
9.
st
13.
14.
15.
10.
11.
12.
25.
24.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Prof. Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Oscar Brefeld,

Professor an der Universität Breslau.

Achter Band. Zweites Heft.

Mit sechs Tafeln.

Breslau 1901.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
Prof. Dr. O. Brefeld in Breslau (Pflanzenphysiologisches Institut).

Die Fortsetzung der „Beiträge zur Biologie der Pflanzen" hat durch den Tod ihres Begründers einen unvermeidlichen Stillstand erfahren.

Die Herausgabe weiterer Hefte unter der neuen Redaction wird nunmehr ohne grössere Unterbrechung erfolgen können. Das nächste Heft wird sich dem vorliegenden sehr bald anschliessen, und die Veröffentlichung eingegangener Arbeiten wird ohne Verzögerung erfolgen können.

Die Redaction.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Prof. Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Oscar Brefeld,
Professor an der Universität Breslau.

Achter Band. Zweites Heft.
Mit sechs Tafeln.

Breslau 1901.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Inhalt des zweiten Heftes.

Fortgesetzte Studien über die Hexenbesenbildung bei der gewöhnlichen Berberitze.

Von Professor Dr. **Jakob Eriksson** in Stockholm.

Mit Tafel 6—8.

Dass derjenige Pilz, *Aecidium graveolens* (Shuttl.) Magn.[1]), der auf der nördlichen Halbkugel der Erde Hexenbesenbildungen an der gewöhnlichen Berberitze *(Berberis vulgaris)* hervorruft, mit *Puccinia Arrhenatheri* (Kleb.) Eriks. auf *Avena elatior* zusammengehört, ist durch früher beschriebene Versuche sichergestellt[2]). Bei Infektionsversuchen, die im Frühjahre 1895 mit Sporen von *Aecidium graveolens* an einem in einen Topf gepflanzten Exemplar der genannten Grasart an 60 Infektionsstellen, theils auf Blattspreiten, theils auf Blattscheiden, ausgeführt waren, kamen positive Ergebnisse heraus, und zwar nach 9 Tagen an 20 Stellen und nach 34 Tagen an sämmtlichen Stellen. Die hervorbrechenden Uredopusteln zeigten im Aussehen sowie im Bau, in der Form der Sporen und im Vorhandensein keulenförmiger Paraphysen, vollständige Uebereinstimmung mit dem im Freien auf derselben Grasart schmarotzenden Pilze.

Nach dem Resultat dieser Versuche besteht wohl kein Zweifel, dass auch eine mit den Teleutosporen des Graspilzes ausgeführte Infektion auf der Berberitze positiv ausfallen, d. h. Hexenbesen hervorrufen muss. Bis jetzt waren jedoch, meines Wissens, keine derartige Versuche in der Litteratur besprochen, und aus diesem Grunde fing ich im Frühjahre 1897 einige diesbezügliche Versuche an.

Diese Versuche fanden im genannten Jahre am 20. Mai an drei kleinen Berberitzen statt, die im Monat April in Töpfe verpflanzt waren, ehe noch

[1]) Durch Untersuchungen von P. Magnus, Ein auf *Berberis* auftretendes Aecidium von der Magellanstrasse. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 15, 1897, S. 270 etc. ist dargethan, dass der Name, *Aecidium Magellanicum*, unter welchem der Pilz früher in der europäischen Litteratur besprochen ist, nicht berechtigt ist, da der Pilz, den M. G. Berkeley im Jahre 1847 unter diesem Namen auf *Berberis ilicifolia* aus der Magellanstrasse beschrieben hat, nicht mit demjenigen, der in Europa auf *Berberis vulgaris* auftritt, identisch ist.

[2]) J. Eriksson, Studien über den Hexenbesenrost der Berberitze (*Puccinia Arrhenatheri* Kleb.). Cohn's Beitr. zur Biol. d. Pfl., Bd. 8, H. 1, 1896, S. 11.

die Knospenschuppen zersprengt waren, und nach dem Verpflanzen im Gewächshause standen. Als Infektionsmaterial benutzte ich zerschnittene, von *Puccinia Arrhenatheri* befallene Blätter von *Avena elatior,* die im vorigen Spätherbste im Versuchsgarten eingesammelt, am 13. October desselben Jahres in einen Ueberwinterungskasten gelegt und Mitte April des Jahres 1897 aus diesem herausgenommen waren, um nachher im Zimmer aufbewahrt zu werden. Bei der Prüfung zeigten sich die darauf befindlichen Teleutosporen gut keimfähig. Nach 21 Stunden waren die meisten Sporen gekeimt.

An einer der drei inficirten Pflanzen — unten mit I bezeichnet — geschah die Infektion an voll entwickelten Blättern auf ganz dieselbe Weise wie beim Inficiren der Berberitze mit *Puccinia graminis,* an den beiden anderen Pflanzen dagegen — den unten mit II und III bezeichneten — im Centrum der Blattrosetten (Kurztrieben) auf da befindlichen jungen Knospen.

Die nächsten Ergebnisse dieser Infektionen sieht man aus der folgenden Zusammenstellung, Tabelle 1.

Berberis vulgaris mit Puccinia Arrhenatheri am 20. Mai 1897 inficirt.

Tabelle 1.

Infektions-Nr.	Die Keimfähigkeit des Infektionsmaterials		Die Infektion ausgeführt		Resultat				
					+ —	Anzahl der Flecken mit		Inkubationsdauer, in Tagen, für	
	Grad	nach Stunden	auf	Anzahl der Infektionsstellen		Spermogonien	Aecidien	Spermogonien	Aecidien
I	4	21	Blättern	36	(+)	19	(1)	12—24	(40)
II	"	"	Centralknospen der Blattrosetten (Kurztrieben)	11	(+)	6	0	13—24	—
III	"	"	Centralknospen der Blattrosetten (Kurztrieben)	11	(+)	2	0	"	—

An einer recht grossen Zahl der Infektionsstellen, 27 von 58, traten bald, nach 2—3 Wochen, Spermogonien-Flecken auf. An jedem Flecken fand sich eine geringe Zahl zerstreuter, schwacher Spermogonien. Eine solche Missbildung der spermogonientragenden Blätter, wie man sie an denjenigen Aesten findet, welche im Freien von *Aecidium graveolens* befallen sind, zeigte sich doch nicht. Das Mycelium scheint im kranken Blatte eine sehr beschränkte Verbreitung zu haben. Nur in einem einzigen Falle, an einer Stelle der Pflanze II, war ein zartes, krankes Blatt etwas missgebildet, im Aeusseren an diejenigen Blätter erinnernd, die im Freien von der genannten Aecidienform befallen sind. In denjenigen Fällen, wo Spermogonien am reichlichsten auftraten, erinnerte die dichte Stellung und die dunkle Farbe der Spermogonien an dieselbe Form.

In der Regel hörte die Entwickelung des Pilzes in diesem Jahre mit dem Spermogonienstadium auf. Nur in einem Falle, an einem Blatte der Pflanze I, wo die Infektion auf der entwickelten Blattspreite ausgeführt war, wurden nach 40 Tagen einige wenige Aecidienröhrchen beobachtet. Diese waren, ganz so wie bei dem im Gewächshause gezogenen *Aecidium Berberidis,* sehr lang und schmal. An allen übrigen Infektionsstellen kamen nur helle Flecken zum Vorschein, gewöhnlich mit wenigen, zerstreuten, selten mit häufigen, dichten Spermogonien besetzt.

Aus der jetzt angeführten Versuchsnummer I findet man, dass der aus den Sporidien entstandene Keimschlauch freilich nicht ganz unfähig ist, sich an schon entwickelte Blätter der Berberitze anzuheften, zugleich aber auch, dass diese Fähigkeit nur schwach ist, und dass in solchem Falle die Entwickelungsenergie des Keimfadens bald erlischt. Es wurde dadurch auch wahrscheinlich, dass die Einwanderung des Pilzes von der Grasart in die Beberitzenpflanze im Freien nicht regelmässig auf dieselbe Weise stattfindet wie beim Schwarzrostpilze *(Puccinia graminis),* d. h. durch Infektion an den schon in der Entwickelung begriffenen Blättern, und dass eine normale Entwickelung des Aecidienstadiums nicht vor dem Abfallen der Blätter zu Stande kommt. Man muss sich hier eine längere Inkubationsdauer denken, eine Zeit von 10—11 Monaten, bis zum nächsten April, in welcher Jahreszeit *Aecidium graveolens* im Freien hervortritt. Diese Annahme wurde auch, wie im folgenden gezeigt werden wird, durch fortgesetzte Beobachtungen als richtig bestätigt.

Am 28. Juni wurden die drei inficirten Pflanzen in den Versuchsgarten ins Freie verpflanzt. Zu dieser Zeit waren an den inficirten Zweigen in mehreren Fällen Langtriebe entstanden: an der Pflanze I, Ast A, aus zwei, und Ast B aus drei Blattrosetten; aus der Pflanze II, Ast A, aus drei, und Ast B aus einer Rosette; und an der Pflanze III, Ast A, aus vier, und Ast B aus drei Rosetten. Vor dem Verpflanzen wurden die Stammglieder oberhalb der inficirten Rosetten oder auch die Basis des daraus entwickelten Langtriebes mit schmalen Streifchen dünner Bleiplatte umwickelt. Jedes Streifchen wurde am freien Ende durch verschiedene Einschnitte markirt, damit sie im nächsten Frühjahre leicht erkennbar sein sollten.

In den Frühjahren 1898 und 1899 zeigten sich die Verhältnisse so wie aus der folgenden Darstellung ersichtlich ist. Ich will dabei jede Infektions nummer für sich behandeln.

Inficirte Pflanze I.

Infektion auf entwickelten Blättern, an 36 Stellen.

Bei den Untersuchungen ein und zwei Jahre nach ausgeführter Infektion, am 10. Juni 1898 und am 19. Juni 1899, zeigte sich, dass die Infektion nicht so ohne Erfolg gewesen war, wie man nach den Beobachtungen des vorigen Sommers hätte voraussetzen können. Die Verhältnisse waren so, wie sie aus der folgenden Tabelle 2 hervorgehen.

Infektionsresultate an der Pflanze I.

Vgl. für Ast A, 1899, Tafel 6.

Tabelle 2.

1897						1898		1899	
Infektion ausgeführt am 20/5. auf				Resultat		Resultate am 10/6.		Resultate am 19/6.	
Ast	Rosette	Zahl der Blätter	Zahl der Inf.-St.	+ —	Zahl der Spermogonien-Flecken	+ —	Rosetten (Kurztriebe) und Aeste (Langtriebe)	+ —	Rosetten und Aeste
A	a(1)[1]	1	1	—	0	+	1 kranke Rosette	+	1 Ast, 10 cm lang, mit 9 kurzen Gliedern u. 8 rostigen Rosetten. — **Taf. 6 a.**
„	b(2)	4	6	+	4	+	1 kranke und 1 gesunde Rosette	+	1 Ast, 15 cm lang, mit 16 kurzen Gliedern und 13 rostigen Rosetten; auf der Mitte 3 gesunde Rosetten. — **Taf. 6 b.**
„	c(3)	3	3	+	1	—	1 gesunde Rosette	—	1 Ast, 15 cm lang, gesund, aber die Spitze todt, mit 7 langen Gliedern und 6 grossen, gesunden Rosetten. — **Taf. 6 c.**
„	d(4)	3	5	+	1	+	1 kranke und 2 gesunde Rosetten	+	3 kurze Aeste, die 2 sehr kurz, der eine ganz, der andere fast todt; der dritte 4 cm lang. Alle 3 krank, der längste mit 3 Gliedern und 2 rostigen Rosetten. — **Taf. 6 d.**
„	e(5)	3	3	+	3	—	1 gesunde Rosette	+	1 Ast, 15 cm lang, mit 13 sehr kurzen Gliedern u. 18 rostigen Rosetten, zuweilen mehrere an einem Gliede. — **Taf. 6 e.**
B	a(2)	3	4	+	1	—	1 gesunder Ast	+	1 Ast, 50 cm lang, verzweigt, gesund, mit Ausnahme der untersten Rosette, 2 cm von der Infektionsstelle, welche Rosette rostig war.
„	b(3)	3	3	+	3	—	1 gesunder Ast	—	1 Ast, 60 cm lang, verzweigt, durchaus gesund.
„	c(5)	3	4	—	0	—	1 gesunde Rosette	—	1 Ast, 16 cm lang, unverzweigt, gesund.
„	d(6)	4	6	+	6	+	1 kranke Rosette (No 2) an ein. sonst gesunden Aste	+	1 Ast, 60 cm lang, sehr verzweigt, gesund, mit Ausnahme der untersten Rosette, 4 cm von der Infektionsstelle, welche Rosette rostig war.

Beachten wir zuerst die Verhältnisse des Jahres 1898, ein Jahr nach der Infektion, so finden wir bestimmte Resultate an dem Aste A. Hier waren Blätter in fünf Rosetten inficirt, in der ersten Rosette ein Blatt, in der

[1]) Die in ( ) gesetzte Ziffer bezeichnet die Nummer der Rosette in der Reihenfolge auf dem Aste.

zweiten vier und in den übrigen Rosetten je drei Blätter. An der ersten Stelle fand sich jetzt eine kranke Rosette. An der zweiten Stelle waren eine kranke und eine gesunde Rosette, Seite an Seite. Aus der Mitte der dritten inficirten Rosette war ein durchaus frischer Ast entstanden. Auch aus der vierten Rosette hatten sich eine kranke und zwei gesunde Rosetten entwickelt. Der Hauptstamm selbst oberhalb der vierten inficirten Rosette war gesund, und als Resultat der Infektion der fünften Rosette war auch nichts Krankes zu entdecken.

An dem anderen Zweige, B, waren 4 Blattrosetten inficirt, in der ersten, zweiten und dritten Rosette je drei Blätter und in der vierten Rosette vier Blätter. Aus der ersten und der zweiten Rosette waren Langtriebe hervorgewachsen, die völlig normal und durchaus gesund waren, mit zahlreichen Blattrosetten. Aus der dritten Rosette hatte sich eine neue Rosette entwickelt, die auch gesund war. Aus der vierten inficirten Rosette war ein Langtrieb mit im Ganzen normalem Aussehen entstanden, d. h. der Trieb war kräftig und trug zahlreiche Rosetten mit langen Internodien. Ganz gesund war dieser Trieb jedoch nicht, denn die zweite Rosette von unten war klein und krank.

Nimmt man beide Schösslinge, A und B, der inficirten Pflanze in Betracht, so findet man also, dass *die Infektionen, die auf schon entwickelten, zarten Blättern geschehen waren, in vier Fällen* (Rosetten) *von neun nach einem Jahre bestimmte Ausschläge gegeben hatten.* In zweien dieser Fälle waren aus den alten Rosetten neue Rosetten entstanden, in den zwei anderen waren Langtriebe daraus entwickelt.

Man möchte annehmen, dass der Pilz im ersten Sommer als steriles Mycelium durch den Stiel des inficirten Blattes heruntergewachsen und von hier aus in die centrale Knospe der Rosette übergesiedelt sei, wenn nicht vielleicht die inficirenden Sporen von selbst durch das Bespritzen an diese Knospe direkt hinabgespült worden sind, — was ja nicht undenkbar ist.

Im Frühjahre 1899, also zwei Jahre nach der Infektion, zeigten sich die Verhältnisse so, wie sie aus der dritten Kolumne der Tabelle 2 hervorgehen. Die Verschiedenheit in der Stärke des Krankheitsausschlages an den beiden Schösslingen, die sich im vorigen Jahre zeigte, trat jetzt noch auffallender hervor.

An dem Aste A, wo nach einem Jahre Krankheitsausschlag in drei Fällen vorhanden war, zeigten sich jetzt — vgl. die Photographie auf Tafel 6 — positive Ergebnisse an vier von fünf ursprünglich inficirten Rosetten. In drei Fällen war also die Inkubationsdauer einjährig und in einem Falle zweijährig. Vielleicht kann man sogar diese Dauer in zwei Fällen für zweijährig halten, denn aus der Rosette *d* waren im Jahre 1898 eine kranke und zwei gesunde Rosetten entstanden, während im Jahre 1899 drei kranke Rosetten vorhanden waren, die eine — wahrscheinlich die im vorigen Jahre kranke, auf der Photographie vorne oder ein wenig links sichtbar — jetzt ganz todt; die zweite Rosette, auf der Photographie rechts sichtbar, fast

todt, mit einer kleinen rostigen und einer kleinen gesunden Rosette versehen; und endlich die dritte Rosette, 4 cm lang, mit drei Internodien und zwei rostigen Rosetten. In dem einen dieser letzten Zweige, wenn nicht in beiden, möchte man wohl am richtigsten eine Inkubationsdauer von zwei Jahren annehmen.

Bemerkenswerth ist, dass kein Ausschlag nach der Infektion der mittelsten Rosette *c* entstand, woraus man schliessen kann, theils dass die Infektion hier nicht gelungen war, theils dass der Pilz keine Fähigkeit besitzt, aus einer inficirten Rosette in den Hauptstamm einzudringen, sondern nur den Stammtheil inficirt, der aus der Rosette selbst entspringt. Ein ähnliches Einschieben gesunder Rosetten und Zweige zwischen die kranken findet man auch oft im Freien an den Berberitzensträuchern, welche hier vom Pilze befallen sind[1]).

An dem Schössling B war die Infektion in zwei der im Jahre 1897 inficirten Blattrosetten ganz fehlgeschlagen, und in den zwei anderen Rosetten war die Infektion an den daraus entstandenen Langtrieben gelungen, aber nur an einer Stelle jedes Triebes, und zwar nicht weit, 2—4 cm, von den inficirten Stellen selbst entfernt. Es ist zu bemerken, dass in einem dieser zwei Fälle im vorigen Frühjahr keine Krankheit ersichtlich war, in Folge dessen die Inkubationsdauer des Pilzes hier als zweijährig angesetzt werden muss, während im anderen Falle (Rosette *d*) Rost schon das vorige Jahr hervorgebrochen und die Inkubationsdauer also einjährig war.

Inficirte Pflanze II.

Infektion in den Centralknospen von 11 Blattrosetten.

An dieser Pflanze waren zwei Sprosse inficirt, der eine, A, in fünf, und der andere, B, in sechs Rosettenknospen. Ein dritter Sprss der Pflanze wurde frei gelassen.

An dem Spross A zeigten sich nach 13 Tagen in drei Rosetten und nach ferneren 10 Tagen in noch einer Rosette, d. h. zuletzt in vier Rosetten von fünf inficirten, deutliche Spermogonien an je 1—2 der zartesten Blätter der Rosetten. Die Spermogonien traten theils an den Stielen, theils an den Spreiten der Blätter hervor. In einem Falle war das kranke Blatt missgebildet und erinnerte dadurch, sowie durch die dichte Stellung und die dunkelbraune Farbe der Spermogonien, an die im Freien durch *Aecidium graveolens* erkrankten Berberitzenblätter.

An dem Spross B traten Spermogonien in zwei Rosetten von sechs inficirten hervor, an jeder Stelle auf einer zarten Blattspreite.

Beim Durchmustern der Pflanze, ein Jahr und zwei Jahre nach der Infektion, am 2. Mai 1898 und am 30. Mai 1899, zeigten sich die Verhältnisse so, wie aus der Tabelle 3 zu sehen ist.

[1]) Vgl. J. Eriksson, a. a. O., Taf. 1, Fig. 1—2.

Infektionsresultate an der Pflanze II.

Vgl. für Ast A, 1898, Tafel 7, und 1899, Tafel 8.

Tabelle 3.

1897				1898		1899	
Infektion ausgeführt am 30/5. auf		Resultat					
Ast	Rosettenknospe	+ —	Zahl der spermogonientragenden Blätter	+ —	Resultat am 2/5.	+ —	Resultat am 30/5.
A	a(1)	+	1	+	1 kranke Rosette **Taf. 7a**	+	1 Ast, 13 cm lang, an der Spitze todt, mit 5 Seitenzweigen; der erste Zweig (rechts auf der Photographie) 28 cm lang, mit 3 kleinen, weit getrennten, kranken Rosetten und todter Spitze; der zweite (links) ganz todt; der dritte (rechts) ebenso; der vierte (links) ebenso; der fünfte (rechts) 28 cm lang, kräftig, mit 3 rostigen Rosetten an der Basis, die oberste 19 cm vom Hauptstamme (= von der Infektionsstelle) entfernt, u. oben 5 gesunde Rosetten, aber die Spitze todt. — **Taf. 8a.**
„	b(3)	—	0	+	1 kranke Rosette **Taf. 7b**	+	1 Ast, 20 cm lang, mit 6 rostigen Rosetten, die oberste 16 cm von der Infektionsstelle. An der Mitte des Astes ein Seitenzweig, wo die oberste rostige Rosette sass. Der Hauptzweig an der Spitze todt. Oberhalb der Ausgangsstelle dieses Seitenzweiges 2 Rosetten, die unterste rostig, die oberste gesund. — **Taf. 8b.** Die zweitoberste Rosette des Hauptstammes auch rostig.
„	c(5)	+	1	+	1 kranke Rosette **Taf. 7c**	+	1 kurzer Ast, todt. Ausserdem ein zweiter Zweig, auch dieser kurz und todt. — **Taf. 8c.**
„	d(7)	+	1	+	1 Langtrieb mit 2 rostigen Rosetten unten **Taf. 7d**	+	2 Aeste, der eine kurz, mit 1 rostigen Rosette gleich unterhalb der Mitte (6 cm oberhalb der Infektionsstelle). Darüber 5 gesunde Rosetten und lebende Spitze. Der andere Ast länger, mit 3 rostigen Rosetten, die unterste, die erste von unten, und die oberste 13 cm oberhalb der Infektionsstelle. Die oberste Rosette gehörte zu einem Seitenzweig. Die Spitze dieses Zweiges, sowie die des Hauptzweiges todt. — **Taf. 8d.**
„	e(8)	+	1	+	1 Langtrieb mit 2 rostigen Rosetten **Taf. 7e**		3 Aeste, wovon 2 rostige (rechts) und 1 gesunder (links). Der erste rostige Ast, der aus der im Jahre 1898 links sichtbaren kranken Rosette entstandene (jetzt in der Mitte), ist kurz, hat 4 rostige Rosetten, die oberste 9 cm oberhalb der Infektionsstelle, u. die obere Hälfte todt. Von dessen unterem Theile geht neben einer rostigen Rosette 1 Seitenzweig aus, 10 cm lang, todt.

1897				1898		1899	
Infektion ausgeführt am 30/5. auf		Resultat					
Ast	Rosettenknospe	+ / —	Zahl der spermogonientragenden Blätter	+ / —	Resultat am 2/5.	+ / —	Resultat am 30/5.
							Der zweite rostige Ast, der aus der im Jahre 1898 rechts sichtbaren Rosette entstandene (jetzt rechts), ist grösser und lebenskräftiger. Er ist 38 cm lang und trägt 2 entwickelte Seitenzweige (No. 6 u. 12), der eine 4 u. der andere 3 rostige Rosetten tragend, beide mit todter Spitze. Sonst trägt d. Hauptstamm zahlreiche Blattrosetten, theils rostig (No. 1, 2, 8, 9, 10, 12, 13, 15, 17, 18, 19), theils gesund. Die oberste rostige Rosette 36 cm oberhalb der Infektionsstelle. Der gesunde Ast (links) ist eine deutliche Fortsetzung des im Jahre 1898 gesunden Theiles des Wipfeltriebes. Es ist der längste und hat die längsten Stammglieder. Sein Hauptstamm ist an der Spitze abgebrochen (? durch äusseren Schaden), 23 cm von der Basis. Von demselben gehen 4 lange Aeste (No. 1, 3, 5, 6) aus, ein kürzerer (No. 7) und 2 Blattrosetten (No. 2 u. 4). **Taf. 8 e.**
B	a(4)	—	0	+	1 kranke Rosette	+	3 stark rostige, dicht sitzende Blattrosetten und 1 langer Ast mit 4 weit getrennten, rostigen Rosetten, die oberste 24 cm oberhalb der Infektionsstelle, u. 4 gesunde Rosetten. Sämmtliche Rosetten klein u. schwach. Der Wipfel des Astes todt. — Die oberhalb dieser Rosette a sitzenden 2 gesunden Rosetten sehr klein.
"	b(6)	—	0	—	1 gesunder Ast	—	1 kurzer Ast gesund. — Aus der oben sitzenden, nicht inficirten Rosette jetzt eine gesunde Rosette.
"	c(7)	+	1	+	1 kranke Rosette	+	Theils 2 kurze Aeste, mit je 2—3 rostigen Rosetten, theils 1 Rosette, auch rostig.
"	d(9)	+	1	—	1 gesunder Langtrieb		Der unterste Seitenzweig des Langtriebes kurz, mit 5 kleinen, rostigen Rosetten, die Spitze todt. Die übrigen Theile des Astes gesund. Nur einer der folgenden Seitenäste im Wipfel todt.
"	e(10)	—	0	—	1 Langtrieb mit 2 kranken Rosetten unten.	+	Aus beiden im vorigen Jahre kranken Rosetten waren kurze Aeste entstanden, offenbar während d. vorigen Sommers gebildet, aber jetzt todt. Gleich oberhalb derselben war eine kleine Rosette entwickelt, lebend, aber krank. Alle übrigen Rosetten des Astes gesund.

Beim Durchmustern der Pflanze im Frühjahre 1898 — ein Jahr nach der Infektion — zeigten sich also reiche Rostausschläge an beiden inficirten Sprossen, während ein nicht inficirter Spross derselben Pflanze ganz rein war.

Der Spross A hatte kranke Ausschläge an sämmtlichen fünf inficirten Stellen. Aus den drei untersten Rosettenknospen, *a, b, c,* waren kranke Rosetten entstanden. In der Rosette *c* war der Ansatz zu einem Langtrieb gewesen, dieser war aber schon im vorigen Sommer, am 28. Juni, als todt notirt. Aus den beiden obersten Rosettenknospen, *d* und *e*, waren Langtriebe herausgewachsen, beide mit ihren zwei untersten, nahe einander sitzenden Rosetten krank.

Auf dem Sprosse B waren freilich die Ausschläge nicht ebenso reich, die in der That ausgebildeten jedoch sehr kräftig. Von den sechs ursprünglich inficirten Rosetten war die unterste nicht mehr zu erkennen. Sie war wahrscheinlich von der Erde bedeckt worden und wurde deshalb nicht mehr mitgerechnet. Es waren also fünf übrig, von denen drei kranke Ausschläge zeigten, die zwei ersten, *a* und *c*, als kranke Rosetten und die dritte, *e*, als Langtrieb mit den zwei untersten, nahe einander sitzenden Rosetten krank. Aus der Rosettenknospe *b* war ein kurzer Zweig emporgewachsen, ein rudimentärer Langtrieb, der gesund war, und aus der Knospe *d* ein normaler, gesunder Langtrieb.

Nimmt man beide Schösslinge der Pflanze in Betracht, so findet man also, dass *die Infektionen, die im Centrum* (auf der Centralknospe) *der Blattrosetten geschehen waren, in 8 Fällen von 10 nach einem Jahre bestimmte Ausschläge gegeben hatten.* In fünf dieser acht Fälle traten die Ergebnisse als rostige Rosetten an den Stellen, wo kein Langtrieb ausgebildet worden war, auf, und in drei Fällen an Langtrieben, die sich aus den inficirten Rosetten entwickelt hatten. In allen diesen drei Fällen waren die zwei untersten Rosetten des Triebes rostig.

Im Frühjahre 1899 — zwei Jahre nach der Infektion — finden wir die Verhältnisse so, wie es in der letzten Kolumne der Tabelle angegeben ist.

Wir wollen hier zuerst die Entwickelung des Hexenbesens an dem Spross A betrachten, zugleich verweisend auf die Photographie der Tafel 8.

In der Rosette *a* hatte das Vorhandensein des Pilzes der Entwickelung eines langen, reich verzweigten Triebes kein Hinderniss bereitet. Doch war eine Ermüdung, eine Herabsetzung der Lebensenergie in der Weise sichtbar, dass der Hauptast und die vier untersten Seitenäste entweder ganz (No. 2, 3, 4) oder zum grössten Theile (No. 1) todt waren, und in den zwei Seitenästen, die noch lebten, der eine (No. 1) nur schwach und der andere (No. 5) kräftig, das Mycelium keine Aecidien höher als in der untersten Hälfte des Triebes hatte hervorrufen können. Eine Verbreitung des Pilzes von der im Frühjahre 1897 inficirten Rosettenknospe *a* an die beiden darüber sitzenden Rosetten hatte nicht stattgefunden, sondern beide

waren noch vollständig gesund. Neue Zweige waren jedoch aus denselben nicht entstanden.

In der inficirten Rosette *b* war die Entwickelung schwächer, indem nur ein Seitenast, ungefähr an der Mitte des Triebes, zur Entwickelung gekommen war. Die Spitze dieses Seitenastes war todt. Das Mycelium hatte also dieselbe Einwirkung auf die Wirthspflanze gehabt, wie in der Rosette *a*, so dass der aus der Rosettenknospe entwickelte Ast nebst seinen Verzweigungen an den Spitzen todt war. Scheinbar, d. h. Aecidien erzeugend, hatte der Pilz 16 cm oberhalb der Infektionsstelle erreicht.

Eine Eigenthümlichkeit zeigte sich darin, dass auch die Rosette, die auf dem Hauptaste oberhalb der Rosette *b* sass, deren Knospe nicht im Jahre 1897 inficirt worden und auch im Jahre 1898 noch gesund war, jetzt rostig war mit stark geschwollenen Blättern. Wahrscheinlich war der Pilz von der Rosette *b* hereingetreten, also von unten her, da die neue Rosette einmal dieser Rosette am nächsten sass, andrerseits auch der Pilz in der zweitobersten inficirten Rosette jetzt gestorben war. Man dürfte also hier annehmen, dass sich der Pilz hier allmählich von der inficirten Rosette aus in den Stammtheil, an welchem die Rosette sich befand, Weg gebahnt hat, und dann durch diesen Stammtheil hindurch in die zweitoberste Rosette hineingewachsen war. Im Laufe eines Jahres war dieses jedoch nicht durchgeführt, sondern es waren zwei Jahre dazu nöthig gewesen.

Oberhalb der beiden aus der Rosette *c* entstandenen, jetzt gestorbenen Sprosse — einer links und einer rechts auf der Tafel — fand sich eine aus einer nicht inficirten Rosettenknospe entwickelte neue Rosette, die gesund aber schwach entwickelt war, ganz wie die beiden Rosetten, die oberhalb der untersten inficirten Rosette *a* des Triebes sassen.

Aus der Rosettenknospe *d* waren zwei Aeste entwickelt, der eine (links) kurz mit einer rostigen Rosette und lebender Spitze — wahrscheinlich derselbe Ast wie der im Jahre 1898 vorhandene — und der andere recht lang mit drei rostigen Rosetten und todter Spitze — dieser Ast wahrscheinlich aus einer der im vorigen Jahre vorhandenen rostigen Rosetten entstanden.

Aus den beiden rostigen Rosetten, die im Frühjahre 1898 auf dem unteren Theile des Langtriebes sassen, welcher da aus der im Jahre 1897 inficirten Rosettenknospe *e* emporgewachsen war, hatten sich entwickelt und waren im Frühjahr 1899 zu beobachten zwei kranke Langtriebe, während die beiden Aeste und Rosetten, welche aus dem Asttheile oberhalb der beiden im vorigen Jahre kranken Rosetten entstanden waren, durchaus gesund waren. Der eine kranke Langtrieb — in der Mitte der Photographie — war relativ kurz, mit toter Spitze und vier rostigen Rosetten unten. Der andere kranke Trieb war lang — rechts auf der Photographie — und verzweigt, mit lebender Spitze und zahlreichen rostigen Rosetten hier und da längs des ganzen Triebes.

Betrachtet man die Entwickelung des Pilzes im Ganzen an sämmtlichen Trieben und Rosetten, die aus allen fünf inficirten Knospen des Sprosses

entstanden sind, so findet man, dass der Pilz die kräftigste Entwickelung in den Aesten, die aus der obersten Knospe emporgewachsen sind, erreicht hat (No. 5). Er war hier bis zu einer Höhe von 46 cm oberhalb der Infektionsstelle gekommen. Die Astbildung war hier auch am reichlichsten. Doch war der Pilz auch hier nicht von der inficirten Rosette in den Hauptstamm hineingetreten, sondern es waren die Theile, die oberhalb der inficirten Knospe daraus hervorgewachsen waren — der grosse Ast links auf der Photographie — durchaus gesund. Dieser grosse Ast war auch der einzige, der Blüthenknospen, jedoch nur aus einer Rosette, entwickelte.

Der Pilz scheint, nach dieser Untersuchung zu schliessen, in der Regel der Fähigkeit zu entbehren, aus der Rosettenknospe, welche den Infektionsstoff empfangen hat, seinen Weg in den Hauptstamm selbst zurück zu finden. Dies ist nur einmal in der Rosette oberhalb der zweiten Infektionsstelle, *b*, geschehen. Der natürliche Weg des Pilzes verläuft in und durch diejenigen Gewächstheile, welche aus dem zarten Stengel der inficirten Rosettenknospe selbst stammen. Ohne Ausnahme scheint dieses in den Fällen einzutreffen, wo aus der inficirten Rosette längere oder kürzere Triebe entspringen. Ebenfalls ausnahmslos geben die Rosetten, die sich zwischen den inficirten Rosetten des ursprünglichen Sprosses finden, gesunde aber zugleich kleine Rosetten.

Wenn man die schwache Entwickelung aus den nicht inficirten Rosetten mit dem im Allgemeinen kräftigen Wachsthum und der reichen Verzweigung aus den Rosetten, die inficirt worden sind, vergleicht, so gelangt man zu der Auffassung, dass *das Eindringen des Pilzes in eine gewisse Gewebepartie einen Reiz auf die Neubildung derselben ausübt.* Diese Partie wird nämlich zu einem kräftigen und schnelleren Wachsthum getrieben. Dieses Wachsthum nimmt eine reichere Nährstoffmenge in Anspruch und verursacht, dass die Gewebepartieen, die vom Pilze nicht getroffen worden sind, in der Entwickelung zurückbleiben, obgleich sie an und für sich gesund sind. Für eine solche Auffassung spricht auch der Umstand, dass die kranke Rosette, die aus einer nicht inficirten Knospe oberhalb der Infektionsstelle *b* entstanden ist — und zwar wahrscheinlich in Folge einer Verbreitung des Krankheitserregers von unten — beträchtlich kräftiger sich entwickelt hat als die übrigen dazwischen sitzenden, welche gesund blieben.

Es scheint also, dass man die Bildung des Hexenbesens nicht so aufzufassen hat, dass der Pilz eine herabsetzende Einwirkung auf das Wachsthum des inficirten Gewebes der Wirthspflanze ausübt, sondern vielmehr so, dass dieses Gewebe durch das Eintreten des Pilzes zu einem kräftigeren und schnelleren Wachsthum als sonst gereizt wird, und zwar auf Kosten der nicht getroffenen Partieen, welche im Wachsthum zurückbleiben. An jenem wird eine grössere Zahl von Aesten entwickelt, und daraus folgt die Hexenbesenbildung.

Bei der Untersuchung des Sprosses B im Frühjahre 1899 — zwei Jahre nach der Infektion — ergab sich Folgendes: Aus den schon im

Jahre 1898 kranken Rosetten *a, c, e* waren neue kranke Rosetten und Triebe entstanden, aus der Rosette *a* theils drei rostige Rosetten, theils ein Langtrieb mit rostigen Rosetten; aus der Rosette *c* theils eine rostige Rosette, theils zwei kurze, rostige Triebe; und aus der Rosette *e* theils zwei kurze, schon todte Triebe, theils ein langer Trieb, dessen unterste Rosette krank war. Aus der im vorigen Jahre gesunden Rosette aus der Knospe *d* waren — nach einer Inkubationsdauer von zwei Jahren — theils ein kurzer Zweig mit fünf kleinen, rostigen Rosetten, theils ein langer, gesunder Zweig entstanden. In der Rosette *b* war die Infektion fehlgeschlagen. Der daraus entwickelte kurze Ast war vollständig gesund, wie auch die darüber sitzende nicht inficirte Rosette.

In einem Falle, Rosette *e*, hatte der Pilz nach zwei Jahren die beiden Aeste, welche aus den im vorigen Jahre rostigen Rosetten entstanden waren, vollständig getödtet und hatte sich dagegen, wider die Regel, in eine kleine, neu ins Leben gerufene Adventivknospe gleich oberhalb der beiden todten Aeste einen Weg gebahnt und diese Knospe zu einer kräftigen Entwickelung gereizt.

Inficirte Pflanze III.

Infektion in den Centralknospen von 11 Blattrosetten.

Die Infektion geschah an zwei Sprossen, an dem einen in fünf und an dem anderen in sechs Rosetten. Nach 23 Tagen zeigten sich äusserst schwache Spermogonien in zwei der inficirten Rosetten des einen Sprosses, während auf dem anderen Spross alle Rosetten gesund und normal blieben.

Bei der Untersuchung ein Jahr später, im Frühjahre 1898, fand sich an einer Stelle eine kleine, kranke Rosette, aber nicht an den zwei Stellen, wo im Infektionsjahre spärliche Spermogonien hervortraten.

Im Frühjahre 1899, zwei Jahre nach der Infektion, war diese Pflanze durch äussere Gewalt so beschädigt, dass keine genaue Beobachtungen an ihr gemacht werden konnte.

* * *

Aus sämmtlichen jetzt beschriebenen Infektionsversuchen kann man schliessen:

1. dass *Puccinia Arrhenatheri* auf *Avena elatior* die gewöhnliche Berberitze mit Hexenbesenrost *(Aecidium graveolens)* anstecken kann,

2. dass die Inkubationsdauer in der Regel einjährig ist, wenn man die seltenen Fälle, wo schon nach einigen Wochen spärliche Spermogonien oder sogar vereinzelte Aecidienröhrchen hervortreten, ausser Acht lässt,

3. dass die natürlichste Eintrittsstelle des Pilzes die Centralknospe der zarten Blattrosetten ist, welche sich an dem Berberitzenstrauch zu der Zeit finden, im Mai, wo die Teleutosporen des Pilzes keimfähig sind, ohne dass jedoch diejenigen Sporen oder Sporidien,

welche sich an die entwickelten Blätter der Rosette zufällig anheften, wirkungslos zu werden brauchen, sei es nun, dass der Infektionsstoff durch Regen oder Thau in das Centrum der Rosette theilweise herabfliesst, sei es, dass die Keimschläuche des Pilzes durch die Spreite und den Stiel des Blattes bis in den Stammtheil der Rosette hineinwachsen, im ersten Sommer meistens steril, um im nächsten zur Entwickelung der Spermogonien und Aecidien zu reifen,

4. dass in den Fällen, wo ein Langtrieb aus der inficirten Rosette entstanden ist, der Pilz im Laufe des ersten Jahres in der Regel nicht höher in den Trieb reicht als bis zur zweiten Rosette,

5. dass in den Fällen, wo die Infektion die Centralknospe einer Rosette getroffen hat, das Resultat schneller hervortritt und sich durch einen gewissen Reiz auf die inficirte Pflanzenpartie kundgiebt, indem diese Partie schneller und kräftiger wächst als sonst — mit häufigeren Trieben und längeren Gliedern — und zwar auf Kosten der nicht inficirten Theile, welche in der Entwickelung zurückbleiben, dass aber zugleich in diesem Falle das befallene Organ früher zu Grunde geht, und

6. dass, wenn die Infektion schon entwickelte Rosettenblätter getroffen hat, der Angriff später zum Vorschein kommt — vielleicht erst nach zwei Jahren — und sich als ein im Anfange schwächerer Reiz auf die aus der Rosette entwickelte Gewebepartie zeigt, und zwar so, dass in dem Falle, wo Sprösslinge entstehen, die Glieder derselben kürzer werden, und dass überhaupt die kranken Rosetten sich kräftiger entwickeln, wodurch die Gefahr eines vorzeitigen Todes des Organs geringer und das Fortbestehen des Pilzes besser gesichert wird.

Aus dem jetzt Angeführten findet man, dass *das Entstehen der Hexenbesen nicht so aufzufassen ist, als ob durch die Einwanderung des Pilzes die befallenen Gewebepartien des Berberitzenstrauches in ihrer Entwickelung unterdrückt würden, sondern vielmehr so, dass diese dadurch zu einer abnorm schnellen und kräftigen Höhe des Wachsthums und der Verzweigung gereizt werden. Lange bleibt jedoch die anfängliche Ueberlegenheit dieser Theile nicht bestehen. Es tritt recht bald ein Zustand von Schwäche ein, welcher das Organ gegen die Winterkälte weniger widerstandsfähig macht und einzelne Theile desselben zu einem vorzeitigen Tode führt.*

* * *

Nachdem der Pilz in die Pflanze eingewandert ist, kann derselbe viele Jahre hier fortleben. Ich habe ältere Sträucher getroffen, die zehn Jahre lang immer kräftiger von dem Pilze befallen wurden, ohne dass der Pilz jedoch die Fähigkeit gezeigt hätte, den Strauch ganz zu tödten. Die Hexenbesen nehmen jährlich in Folge einer reichlichen Verzweigung der noch

lebenden Partieen derselben an Umfang zu, und gleichzeitig sieht man hier und da Zweige, die sich in dem Krankheitsstadium finden, das durch die Photographie der Tafel 7 illustrirt worden ist, d. h. in ihrem ersten Krankheitsjahre. Will man die Quelle der Krankheit dieser Zweige in einem Mycelium suchen, das sich von älteren Hexenbesen durch den Stamm verbreitet hat, so ist die Mühe vergebens, denn die neuen kranken Zweige sind von den älteren kranken oft so entfernt, dass eine solche Herkunft unwahrscheinlich ist. Die oben beschriebenen Beobachtungen an künstlich inficirten Sprösslingen zeigen eine sehr geringe Fähigkeit des Pilzes, sich durch eine einjährige Stammpartie zu verbreiten.

Es bleibt also für die Erklärung neu erkrankender Zweige kaum eine andere Zuflucht übrig, als neue Infektionen anzunehmen.

Dass solche durch in der Umgebung wachsende rostige Rasen von *Avena elatior* zu Stande kommen können, ist ja nach den oben geschilderten Ergebnissen nicht zu bezweifeln. Aber es kann doch leicht in Frage gestellt werden, ob diese Quelle die einzige sei, besonders an solchen Plätzen, wo dieses Gras nicht in der Nachbarschaft des Strauches zu finden ist.

Ich habe früher[1]) Beobachtungen angeführt, die bei mir den Verdacht erregten, dass, obgleich dieser Pilz erweislich heteröcisch sein kann, gleichwohl eine Ansteckung der jungen Rosettenknospen mittels Aecidiensporen direkt stattfinden könne.

Am 28. Juni 1891 waren sechs in Töpfe verpflanzte Berberitzenpflänzchen mit eben hervorgesprossten Langtrieben an einigen zarten Achsenknospen mit Aecidiensporen inficirt worden. Nachdem die Pflanzen etwa einen Monat im Hause gestanden, wurden sie am 21. Juli an einen schattigen Platz im Versuchsgarten verpflanzt. Im Frühjahre 1892 wurden die Pflanzen zu der Zeit untersucht, wo *Aecidium graveolens* auf den Berberitzen im Freien hervortritt, aber ohne Resultat. Im Frühjahre 1893 kam gar keine Untersuchung dieser Pflanzen zu Stande, da der Versuch für misslungen gehalten wurde. Eine neue Durchmusterung derselben fand erst am 30. Mai 1894 statt — also drei Jahre nach der Infektion — und zwar mit dem überraschenden Erfolge, dass die eine der noch fortlebenden vier Pflanzen voll entwickelten Hexenbesenrost an zwei Aesten zeigte. Diese zwei Aeste waren Seitenzweige der zwei im Jahre 1891 inficirten Langtriebe.

Bei der Durchmusterung der vier inficirten Pflanzen nach einem ferneren Jahre, am 26. Mai 1895 — also vier Jahre nach der Infektion — zeigten noch zwei der vier Pflanzen Blattrosetten, die von *Aecidium graveolens* krank waren. An der einen Pflanze kamen diese Rosetten an einem Aste vor, welcher aus einer der obersten inficirten Knospen eines Langtriebes hervorgewachsen war, an der anderen Pflanze an einem neuen Langtriebe, der aus der Knospe dicht oberhalb der obersten inficirten Knospe des einen im Jahre 1891 inficirten Langtriebes entstanden war.

[1]) J. Eriksson, a. a. O., S. 8.

Der eigenthümliche Umstand, dass sich von den vier im Jahre 1891 mit *Aecidium graveolens* inficirten Berberitzenpflanzen eine im Frühjahre 1894 und drei im Frühjahre 1895 von demselben Aecidium an den von inficirten Sprösslingen hervorgewachsenen Aesten angegriffen zeigten, während dieselbe Krankheitsform sonst im Versuchsgarten nicht auftrat, obgleich zahlreiche andere Berberitzenpflanzen, jüngere sowie ältere, im Garten wachsen, — dieser eigenthümliche Umstand führte mich zu der Annahme, dass diese Aecidienform die Fähigkeit besitzen müsse, die Berberitze selbst anzustecken, wenn auch für das äussere Hervortreten der Krankheit eine Inkubationsdauer von wenigstens drei Jahren nöthig war.

Streng beweisend waren indessen die Versuche, worauf diese Annahme basirt war, nicht, da die betreffenden Pflanzen vom 21. Juli 1891 an frei im Versuchsgarten gewachsen und also einer etwaigen äusseren Infektion auch auf anderem Wege ausgesetzt waren. Unter solchen Umständen schien es mir wichtig, neue Versuche anzustellen. In der That liegen auch einige solche neue Versuche jetzt vor.

Ein solcher Versuch wurde am 31. Mai 1894 ausgeführt, theils an einem einjährigen Aste, 11 cm lang, in zwei Rosettenknospen, theils an einem neuen Langtriebe, 12 cm lang, in drei Achselknospen. Die Pflanze wurde am 1. August in den Versuchsgarten versetzt. Sie wurde im Frühling der folgenden Jahre 1895—1900 untersucht, fand sich aber stets rein. Es sei jedoch bemerkt, dass der zartere der zwei inficirten Aeste, der Langtrieb, schon im Laufe der beiden ersten Jahre gestorben war. Nur der bei der Infektion ein Jahr alte Spross war noch nach den sechs Jahren lebendig. Er war gesund, aber zugleich schwach und war nur wenig gewachsen.

Ein zweiter Infektionsversuch fand am 29. Mai 1895 statt, theils an einem neu hervorgewachsenen, 6 cm langen Langtriebe in drei Achselknospen, theils an einem älteren, 15 cm langen Triebe, ebenfalls in drei Rosettenknospen. Die Pflanze wurde am 5. Juli in den Versuchsgarten ins Freie versetzt. Sie ist im Frühling der Jahre 1896—1900 untersucht worden, ist aber jedes Jahr rein gewesen. Beide Sprosse lebten und hatten sich kräftig entwickelt. Freilich waren im Frühling 1899 — nach vier Jahren — keine Rosetten oder Zweige an denjenigen Theilen der Sprosse mehr vorhanden, wo die Infektionen geschahen. Weiter oben an den Sprossen fanden sich jedoch zahlreiche Aeste, alle gesund und kräftig.

Man könnte vielleicht aus diesen Beobachtungen schliessen wollen, dass kein direkter Uebergang des Pilzes im Aecidienstadium von *Berberis* zu *Berberis* in der That vorkommt, und dass also die früher, im Jahre 1896, gezogenen Schlussfolgerungen betreffend eines solchen Ueberganges unrichtig sein müssten. Dies ist denkbar, aber noch nicht sicher!

Ist die genannte Schlussfolgerung unrichtig, so wäre die Quelle der besprochenen, in den Jahren 1894 und 1895 hervortretenden Krankheitsphänomene anderswo zu suchen, entweder in den Teleutosporen des Pilzes

auf *Avena elatior* oder in einem in den Berberitzen selbst seit Jahren schlafenden Krankheitskeime.

Für die etwaige Richtigkeit der erstgenannten Erklärung kann freilich der Umstand angeführt werden, dass im Versuchsgarten nur wenige Meter von den Berberitzen entfernt die genannte Grasart seit mehreren Jahren wuchs und jedes Jahr die betreffende Rostart trug. Setzt man eine solche Krankheitsquelle voraus, muss es jedoch überraschend vorkommen, dass keine der anderen dort wachsenden Berberitzen, sei es in den Jahren 1894 und 1895, sei es späterhin, die geringste Spur derselben Aecidienform zeigte, wenn man nur diejenigen Pflanzen ausnimmt, welche im Jahre 1897 mit *Puccinia Arrhenatheri* künstlich inficirt worden waren. Es waren jedoch im Garten etwa zehn andere Berberitzen vorhanden. Unter diesen Berberitzen fand sich ein jetzt ziemlich grosser, im Jahre 1891 gepflanzter Strauch, der von den in den Jahren 1894 und 1895 hexenbesentragenden Pflanzen nur 2—3 Meter entfernt wuchs, und dieser Strauch hat alle Jahre rein gestanden.

Eine andere Möglichkeit, die Herkunft der Hexenbesen in den Jahren 1894 und 1895 klar zu stellen, ist die Annahme eines im Inneren schlummernden Krankheitsstoffes in den Pflanzen selbst, ehe sie im Frühjahr 1891 künstlich inficirt wurden. Eine solche Annahme scheint mir jedoch nicht wahrscheinlich zu sein. Freilich fehlt es in den vergangenen Jahren nicht an Beobachtungen, die den Verdacht auf einen in der Pflanze verborgenen Krankheitsstoff richten konnten. Hier und da ist an einzelnen der 30—40 jedes Frühjahr in das Gewächshaus verpflanzten Berberitzen das *Aecidium graveolens* sporadisch, ohne künstliche Infektion, von selbst aufgetreten, und man kann sich nicht leicht vorstellen, dass diese Ausschläge die Folge einer vorausgehenden Infektion durch Teleutosporen des Pilzes von *Avena elatior* seien, da die Keimzeit dieser Sporen im Mai eintrifft, zu welcher Zeit die Berberitzen schon Wochen lang im Hause gegen äussere Ansteckung geschützt stehen, und da an diesen Pflanzen beim Verpflanzen die deckenden Knospenschuppen noch nicht zersprengt waren. Uebrigens sind die beobachteten Fälle so einzelstehend, dass man nichts sicher daraus schliessen kann.

Da also die Frage, inwiefern eine direkte Infektion der Berberitze mit Aecidiensporen von dieser Pflanze selbst stattfindet, durch die bis jetzt beschriebenen Versuche und Beobachtungen nicht als vollständig klargestellt betrachtet werden kann, wurden im Frühling 1898 zwei neue Infektionsversuche angestellt, und zwar nach denselben Grundsätzen wie die im Frühjahre 1891 ausgeführten. Bald nach der Infektion wurden die inficirten Pflanzen in den Versuchsgarten versetzt. In den zwei Jahren, die seit der Zeit verflossen sind, ist jedoch noch keine Krankheit beobachtet. Erst mit dem Frühjahr 1901 wären auch in Uebereinstimmung mit den Resultaten der Jahre 1894 und 1895 positive Ergebnisse zu erwarten. Die Frage steht also noch am Ende des Jahres 1900 offen.

Erklärung der Tafeln.

Tafel 6.

Ein Berberitzenzweig, der am 20. Mai 1897 an den jungen Blättern von fünf Blattrosetten (Kurztrieben), *a* (No. 1), *b* (2), *c* (3), d (4) und *e* (5) mit *Puccinia Arrhenatheri* von *Avena elatior* inficirt worden war, und der nach zwei Jahren, im Frühjahre 1899, an vier der Infektionsstellen, *a*, *b*, *d* und *e*, Seitenäste mit hexenbesenrostigen, d. h. durch *Aecidium graveolens* befallenen, Blattrosetten ausgesandt hatte. Die Photographie am 3. Juni 1899 genommen.

Tafel 7.

Ein Berberitzenzweig, der am 20. Mai 1897 in den Centralknospen von fünf Blattrosetten, *a* (No. 1), *b* (3), *c* (5), *d* (7) und *e* (8) mit *Puccinia Arrhenatheri* von *Avena elatior* inficirt worden war, und der nach einem Jahre, im Frühjahre 1898, an sämmtlichen Infektionsstellen durch *Aecidium graveolens* rostige Rosetten, *a*, *b*, *c*, oder Langtriebe, *d*, *e*, ausgesandt hatte. Alle diese Stellen, wo rostige Rosetten sitzen, sind durch kleine Kreuze markirt. Die Photographie am 1. Juni 1898 genommen.

Tafel 8.

Derselbe Berberitzenzweig wie auf der Tafel 7, aber nach zwei Jahren, am 30. Mai 1899, photographirt.

Studien über das natürliche System der Pflanzen. I.

Von **Felix Rosen.**

I. Ausgang und Ziel.

Wilhelm Hofmeisters Name soll diesen Studien vorangesetzt werden. Generationen rühriger Arbeiter hatten bis zur Mitte des neunzehnten Jahrhunderts ausgedehnte Kenntnisse über den Bau, die Entwickelung und die Fortpflanzung der Pflanzen angehäuft. Aus der Masse der noch zusammenhangslosen und unverstandenen Thatsachen hat Wilhelm Hofmeister, gestützt auch auf eigene Untersuchungen von höchster Bedeutung, den Torso des genetischen Systems der Pflanzen herausgeschält. Von ihm, der die Fundamente legte, hat jede kritische Studie des natürlichen Systems ihren Ausgang zu nehmen.

„Als acht Jahre nach Hofmeisters ‚Vergleichenden Untersuchungen'", sagt Sachs[1]), „Darwins Descendenzlehre erschien, lagen die verwandtschaftlichen Beziehungen der grossen Abtheilungen des Pflanzenreiches so offen, so tief begründet und so durchsichtig klar vor Augen, dass die Descendenztheorie eben nur anzuerkennen brauchte, was hier die genetische Morphologie thatsächlich zur Anschauung gebracht hatte." In Hofmeister vereinigte sich das Genie des Interpretators mit der Meisterschaft in der Technik der Untersuchung. Ungleich mehr als bei Darwin tritt uns bei ihm die eigene positive Leistung auf dem Gebiet der mikroskopischen Untersuchung, der Anatomie und der Entwickelungsgeschichte, entgegen. Aber „das Verdienstliche zahlreicher werthvoller Einzelheiten, welche auf die verschiedensten Fragen der Zellentheorie und Morphologie neues Licht warfen, verschwand gegen den Glanz des grossen Gesammtergebnisses, welches bei der Klarheit der Einzeldarstellung dem Leser dieses Werkes schon einleuchtete, noch bevor er die wenigen Worte am Schluss des Werkes las, die in schlichter Weise das Resultat zusammenfassten"[2]).

Fünfzig Jahre sind heute seit dem Erscheinen der „Vergleichenden Untersuchungen" verflossen. Nur Darwins grosse Schriften haben vorübergehend die Hofmeister'schen in Schatten stellen können. Darwins Einfluss, nicht nur auf die Wissenschaft, sondern auf die gesammte Welt

---

[1]) J. Sachs, Geschichte der Botanik pag. 217.

[2]) Sachs, l. c. pag. 215.

der Gebildeten ist ja jedem seiner Leser ohne weiteres verständlich, aber er involvirte eine Ungerechtigkeit gegen Hofmeisters viel positivere Leistungen. Nicht von Anfang an und nicht mit der wünschenswerthen Klarheit hat man in Darwins Werk unterschieden, was neu und dem Meister eigen war, und was dieser von älteren Ideen nur zu allgemeiner Anerkennung gebracht hat. Und über die Tragweite des Neuen und ihm Eigenen hat Darwin trotz seiner bewundernswerthen Bescheidenheit doch sich selbst und die Welt getäuscht.

Hofmeister hat uns den Stammbaum der Pflanzenwelt kennen gelehrt, Darwin schien aber mehr, einen tieferen und befriedigenderen Einblick in die Werdegeschichte zu geben, da er auch das „Wie" und das „Warum" zu erklären unternahm.

Aber wenn wir uns heute, wo der Darwinismus nicht mehr in leidenschaftlicher Erregung discutirt wird, nach den Resultaten der neuen Richtung umsehen, so scheint uns die Lösung des Räthsels noch ebenso fern zu liegen wie einst. Darwins „Kampf ums Dasein" erkennen wir wohl als ein überall wirksames Regulativ an, aber nicht als eine Kraft, die um- und neuschaffen könnte. Die Selectionstheorie erklärt uns, wie jedes Lebewesen eine vollkommene Anpassung an die Lebensverhältnisse sein muss, die ihm geboten sind, sie lässt uns das Aussterben der Formen verstehen, die sich in den Perioden der Erdgeschichte neuen Verhältnissen nicht oder unvollkommener als andere anzupassen verstanden, aber sie erklärt uns nicht die Existenz des Blüthenbaumes neben dem Moos, neben der einzelligen Alge. Während viele Arten durch unendliche Zeiträume ihre Charaktere bewahren, finden wir andere unter gleichen äusseren Verhältnissen neben jenen in vollem Fluss der Formbildung. Darwin hat den Anstoss zum biologischen Studium der Thiere und Pflanzen gegeben, und grade dieses Studium lehrt uns, dass die Mehrzahl der verwandten Arten sich nicht durch biologische Leistungen unterscheidet, wie es die Selectionstheorie für die Artbildung annimmt, sondern rein morphologisch charakterisirt ist, ja dass der Kampf ums Dasein dem Individuum oft eine grössere Amplitude der Formabweichungen in seinen Organen aufnöthigt, als wir sie an anderen Stellen zur Trennung von Gattungen und Familien für ausreichend erachten [1]).

Wie sich die neuen Arten bilden, steht auch heute noch zu lebhafter Discussion. Nur so viel sehen wir klar, dass nicht ein einzelnes Princip die Artbildung beherrscht, weder die Selection Darwins, noch Lamarcks Gebrauch und Nichtgebrauch von Organen, Wagners Migration oder Weismanns Keimplasmenvermischung [2]). Keiner dieser Factoren ist allein

[1]) Ich erinnere an amphibische Pflanzen, z. B. *Polygonum amphibium* oder *Botrydium granulatum*.

[2]) Vgl. R. v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik I, pag. 30 ff. Dieses Buch, in welchem mancher originelle Gedanke zu klarem Ausdruck kommt,

befähigt, etwas Neues zu schaffen, und keine dieser Theorieen erkennt tief genug die noch bodenlose Kluft, welche das Reagiren des lebenden Körpers von dem des todten unterscheidet.

Eine vorurtheilsfreie Prüfung der organischen Welt zeigt, dass die Arten sich nach dreierlei Richtungen unterscheiden: in ihrer Anpassung, in ihren Bauplänen und in ihrer Entwickelungshöhe. Die Anpassungen sind uns, so complicirt sie ausfallen, doch am zugänglichsten, sie sind zum Theil experimentell hervorzurufen, stehen in ersichtlichem Connex mit dem Kampf ums Dasein und werden gelegentlich durch Selection fixirt [1]). Auf die Baupläne hat dagegen, soweit wir wissen, kein äusserer Factor directere Einwirkung; Aenderungen treten scheinbar völlig unmotivirt, aber mit grosser hereditärer Kraft in die Erscheinung. Wenn diese Umänderung der Baupläne (Mutation), unserer Beobachtung [2]) wenigstens zugänglich, die neuen Species schafft, und Anpassung dieselben ausgestaltet und mit ihren Umgebungen ins Einvernehmen setzt, so giebt es ein drittes ungleich räthselhafteres und unendlich mehr und bestimmender wirkendes Princip, das nicht coordinirte Species, sondern supraordinirte Familien, Klassen, Reihen bildet, das Princip, das zu immer grösserer Complication führt, das die Lebewesen von einer Stufe zur anderen hebt, unabhängig von der Anpassung, ja oft mit gleicher Wiederholung derselben, oft aber auch mit gänzlich neuen biologischen Leistungen. An keiner Stelle des Systems ist uns ersichtlich, wie und wo dieser Factor eingesetzt hat. Die Kraft, welche die complicirten Folgen der Molekelverkettungen, die dem Leben zur Basis dienen, sich nie vereinfachen lässt, scheint stets und unmerklich zu wirken, und doch bedingt sie grade die grossen Sprünge, die unüberbrückten Einschnitte im System.

Gegenüber einer flacheren Naturauffassung, welcher die Umbildung (Mutation) und Ausbildung (Anpassung im weitesten Sinne) genügen, um den Bestand der organischen Welt zu erklären, wollen wir besonders betonen, dass gerade die grossen, überraschenden Wendungen im Werdegang der Natur, die Processe wahrer Weiterbildung, einen gemeinsamen neuen Zug zeigen: den Schritt vom Einfachen zum Complicirten, vom Niedrigeren zum Höheren, also etwas wie ein „Vervollkommnungsstreben". Mag das Wort in unsere materialistische Denkweise nicht hineinpassen, die Thatsache wird uns um so deutlicher werden, je mehr wir durch unsere fortschreitende Kenntniss von dem Mechanismus der Lebenserscheinungen gezwungen werden, anzuerkennen, dass das Leben selbst uns unerklärlich ist. Dem Geist

erschien vor dem Abschluss meines Manuscriptes und konnte an verschiedenen Stellen noch benutzt werden.

[1]) Vgl. Wettstein, l. c. pag. 36.

[2]) Vgl. die älteren Arbeiten von H. Hoffmann sowie namentlich H. de Vries, z. B. Sur l'origine expérimentale d'une nouvelle espèce végétale, Comptes rendus de l'acad. d. sc. Paris 1900. Der Titel „experimentelle Entstehung" ist übrigens unklar und sogar unrichtig.

naturwissenschaftlichen Strebens entspricht es aber viel mehr, wenn wir unser Nichtwissen zugeben, ja das Unbekannte dreist mit einem provisorischen Namen ansprechen, als wenn wir uns einreden, dass uns in der Natur kein Räthsel gegeben wäre, zu dessen Lösung wir nicht mindestens auf bestem Wege seien.

* * *

Was wir an positiven Erkenntnissen über den Stammbaum der Pflanzen seit Hofmeister gewonnen haben, ist nicht principiell von dem verschieden, was uns Hofmeister selbst gelehrt hat. Es lässt sich in bestimmter Form zusammenfassen: Wenn wir die heute lebenden Pflanzenarten unter Berücksichtigung ihrer Entwickelungsgeschichte und Anatomie nach ihrer morphologischen Aehnlichkeit zusammenordnen, so erhalten wir ein System, das uns ein Bild von dem wirklichen historischen Stammbaum der Pflanzen zu sein scheint. Substituiren wir für die Typen aus der Gegenwart gleiche oder ähnliche aus einer mehr oder weniger weit zurückliegenden Vergangenheit, so könnten diese wirklich die Ahnen der heute divergirenden Formen gewesen sein, doch wissen wir hierüber nichts bestimmtes.

Die Ergebnisse der Paläontologie bestätigen diese Auffassung, — mehr nicht. Wir wissen, dass es eine Zeit, eine Blütheperiode der Pflanzenwelt gab, in welcher diejenigen Klassen, welche wir heute als die höchsten kennen, noch nicht existirten. Die Angiospermen müssen sich wohl erst nach der Carbonperiode entwickelt haben; ob aber eine uns bekannt gewordene Pflanzenart die Vorfahren der Angiospermen geliefert hat, ist uns unbekannt, ja, nicht einmal bezüglich irgend einer bestimmten Species wahrscheinlich. Wir postuliren nur, dass die Ahnen der Angiospermen schon zur Carbonzeit gelebt haben, auf Grund unserer Beobachtung, dass kein lebendes Wesen wirklich neu entsteht, dass jedes vielmehr, ehe es selbständig wurde, ein Theil eines schon vorhandenen Lebewesens gleicher oder ähnlicher Art war. Doch aus dieser Erfahrung dürfen wir, so gut sie auch fundirt ist, kein allgemeines Gesetz erschliessen. Denn nach dem Stande der Erdgeschichte müssen wir schlechterdings annehmen, dass auf unserem Himmelskörper lebende Wesen doch einmal elternlos entstanden sind, dass das Leben also nicht ewig ist, wie die Materie, da auch das schlechte Auskunftsmittel der Annahme, das Leben auf der Erde sei von einem anderen Himmelskörper durch Meteoriten importirt, physikalisch mehr als unwahrscheinlich ist. Geben wir aber, gegen alle Erfahrung, eine einmalige Urzeugung zu, so wird es schwer sein, gegen die Widersacher der Descendenztheorie einen guten Gegengrund ins Feld zu führen, wenn sie häufig wiederkehrende Urzeugung — oder Schöpfung — etwa fortschreitend höherer Lebewesen annehmen.

Darwins grösstes Verdienst ist, dass er als Kategorie des naturwissenschaftlichen Denkens an die Stelle der jüdisch-platonischen Schöpfungs- oder

Ideenlehre die aus den stets zu beobachtenden Thatsachen geflossene Descendenzlehre zur Geltung gebracht hat. Wenn wir uns auch gegenwärtig halten, dass diese nur ein Postulat ist, dessen Existenzberechtigung durch eine einzige positive Beobachtung über den Haufen geworfen werden kann, so dürfen wir doch mit ihr operiren, wie der Chemiker mit seinen unbewiesenen und doch praktisch wie heuristisch unentbehrlichen Atomen und Molekularformeln.

Ueber die Dienste, welche die Descendenztheorie der Wissenschaft geleistet hat, ein Wort zu verlieren, wäre ein Anachronismus. In besonderem Maasse sind sie der systematischen Botanik zu Gute gekommen, und heute erscheint uns überhaupt nur ein solches System wissenschaftlich discutabel, das dem von uns vermutheten und an manchen Orten durch Paläontologie und Geographie controllirbaren natürlichen Entwickelungsgang der Pflanzen entspricht.

In diesem Sinne haben die Systematiker das System, wie es uns heute vorliegt, auszubilden gesucht. Sie blieben dabei auf dem Wege, welchen Hofmeister ihnen vorgezeichnet, und griffen das Problem von der Seite der vergleichenden Morphologie an. Entsprechend unseren heute erweiterten Kenntnissen von den fossilen Pflanzen, von dem Wechsel im Bau, der Configuration und dem Klima der Continente und den daraus sich ergebenden pflanzengeographischen Daten, war es vielfach möglich, den systematischen Ort von Pflanzengruppen besser zu bestimmen, als zu Hofmeisters Zeit.

Jetzt, wo in dieser Richtung ein gewisser Abschluss erreicht zu sein scheint, mag es von Interesse sein, die gewonnenen Resultate von einem anderen Gesichtspunkt aus zu prüfen, von dem der allgemeinen Biologie. Nicht als ob die zünftige Systematik die Biologie unberücksichtigt gelassen hätte. Aber es will mir scheinen, als ob die Systematiker, die in der Morphologie ihr wichtigstes Werkzeug erblicken müssen, an eine Prüfung ihres Systems von specifisch biologischer Seite her nicht mit derselben Unbefangenheit herantreten können, wie ein Nichtsystematiker. Und es könnte sein, dass dieser, von seinem mehr abseits liegenden Standpunkt her, aus der Masse von Thatsachen Dinge sich herausmodelliren sehen könnte, die der in der Arbeit selbst stehende nicht mit gleicher Deutlichkeit sieht.

Bestimmte Hinweise dürften der Möglichkeit einer irrthümlichen Auffassung unserer allgemein angedeuteten Ziele vorbeugen. Werfen wir zunächst einmal einen Blick auf die letzte systematische Anordnung, welche die Phanerogamen erfahren haben, A. Englers „Uebersicht über die Unterabtheilungen, Klassen, Reihen, Unterreihen und Familien des *Embryophyta siphonogama*"[1]). Zum ersten Male werden hier alle Familien der Phanerogamen systematisch unter dem Gesichtspunkte angeordnet, dass ihre Ordnung selbst ein Bild eines natürlichen Stammbaumes oder sagen wir besser der

[1]) Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Nachtragband 1897.

Verzweigungen einer reichentwickelten Baumkrone entspricht. Der Erfolg rechtfertigt die unzweifelhaft grosse aufgewendete Mühe. Denn der Leser ersieht sofort, dass die „Reihen" selbständige Astsysteme darstellen, welche von verschiedener Höhe entspringen und die Familien als Zweige wiederum auf verschiedener Höhe tragen. Das Höhenmass ist aber die Entwickelungsstufe. Diese kann bei Familien verschiedener Reihen gleich sein; sie stehen dann — am Stammbaum — auf absolut gleicher Höhe, aber auf relativ ungleicher — an den Aesten, welche sie tragen, d. h. in den Reihen. So wird es dem Autor möglich, in einfachster Weise die systematische Stellung der Familien treffend zum Ausdruck zu bringen, ihre muthmassliche Verwandtschaft mit anderen ebensowohl, wie ihr Verhältniss zu ferner stehenden Gruppen gleicher Entwickelungshöhe.

Der allgemeinen Biologie ist hier zum ersten Mal ein System gegeben, mit dem sie arbeiten kann. Diese Arbeit muss aber zunächst ein Vergleich sein, ein Vergleich dieses auf die Morphologie basirten Systems mit den Gesichtspunkten der allgemeinen Biologie.

Mehr als je zuvor haben bei Engler der Wille und die Mittel vorgelegen, das Phanerogamensystem auf die schliesslich allein entscheidenden historischen Thatsachen der Entwickelung zu stützen. Aber da die Documente der Paläontologie dürftig und lückenhaft, die Daten der historischen Pflanzengeographie an vielen entscheidenden Orten unzureichend bleiben müssen, so erscheint das System doch als das Resultat eines subtilen Studiums nicht der zeitlich aufeinanderfolgenden, sondern der contemporanen Formen [1]).

An anderen Orten des Systems fallen die Kriterien der Paläontologie und der Pflanzengeographie fast vollständig aus, selbst die biologischen Verhältnisse konnten noch kaum in Rücksicht gezogen werden. So bei den Pilzen. Und da ist es nun höchst bemerkenswerth, dass durch Brefeld fast ausschliesslich auf die Morphologie der gegenwärtig lebenden Formen ein Pilzsystem aufgebaut werden konnte, das nicht nur den Anspruch macht, den natürlichen Stammbaum der Pilze darzustellen, sondern dieses Ideal sehr wohl erreicht haben könnte. Auch dieses System stellt der Biologie Aufgaben. Denn wenn es, um ein bestimmtes Beispiel herauszugreifen, Brefeld gelungen ist, in der Basidio-Reihe an den Brandpilzen den Werdegang des Parasitismus völlig klarzulegen, so bleibt doch noch zu studiren, wie die

[1]) Richtig und logisch wäre es, wenn wir die Erkenntniss der Organisation und der systematischen Stellung der heutigen Lebewesen herleiteten von der Untersuchung ihrer fossilen Vorfahren. Dagegen bringt es das vereinzelte Vorkommen und der Erhaltungszustand der Fossilien mit sich, dass wir umgekehrt deren wissenschaftliche Beurtheilung nur durch den Vergleich mit den jetzt lebenden Formen gewinnen können. Sind wir so zu dem verkehrten Weg gezwungen, so müssen wir es sogar als besonders erfreulich bezeichnen, wenn es uns möglich ist, nachträglich wieder Schlüsse aus den Fossilien auf die Recenten zu ziehen, was übrigens keineswegs überall gelingt.

höheren Basidiomyceten von der biologischen Stufe des Parasitismus wieder zu derjenigen des Saprophytismus herabsteigen. Das gegebene Problem scheint übrigens keineswegs unlösbar.

* * *

Morphologie und Biologie müssen Hand in Hand gehen. Die Beziehungen beider sind ungemein enge; es scheint, dass ihr Gang zwar bis zu einem gewissen Grad unabhängig von einander ist (— nicht alle Fachleute gehen so weit, dies zuzugeben —), dass aber ein Gegensatz zwischen beiden nicht auftreten kann, ohne dass das grosse Regulativ des Kampfes ums Dasein die Differenzen alsbald wieder beseitigt. Die Biologie ist somit unzweifelhaft als heuristisches Princip für die Ergründung des natürlichen Stammbaumes der Morphologie gleichberechtigt.

In der That kommt die Wirkung der grossen biologischen Factoren in jedem System deutlich zum Ausdruck. Wie wäre es möglich, eine befriedigende und einleuchtende Anordnung der Formen zu schaffen, wenn man nicht ihre Functionen berücksichtigte? Hat doch die Entwickelung der Pflanzen- und Thierwelt selbst nur im Zusammenhang mit den jeweiligen Lebensbedingungen erfolgen können. In welchem Maasse diese bestimmend eingewirkt haben, ersehen wir am besten aus einigen Beispielen, welche um so eher schon hier angeführt werden sollen, als sie sich durch die nachfolgenden Studien wie die Kette durch ein Gewebe ständig hindurchziehen.

Mit activer Bewegung ausgestattet begann das Leben, die Fähigkeit zur Ausführung von Eigenbewegungen ist eine der Grundeigenschaften des Lebenden. Die Thierwelt zeigt uns eine fortschreitende Ausbildung derjenigen inneren Bewegungen der Zelleiber, welche eine autonome Locomotion bewirken; die Pflanzenwelt engt die freie Ortsbewegung mehr und mehr ein. Das Thier gestaltet sich activ sein Leben, die Pflanze nimmt es passiv hin. Für den Verlust einer so ungemein werthvollen Fähigkeit, wie sie die freie Ortsbewegung darstellt, welche das Suchen und Haschen der Nahrung, die Flucht vor dem Feinde bedeutet, braucht die Pflanze Ersatzeinrichtungen. Und diese werden um so deutlicher hervortreten müssen, je mehr die Pflanze bei fortschreitender Entwickelung die primitiven Charactere verliert, welche in der Thierwelt erhalten und weiter ausgebildet werden. Die Ausbildung der Schutzmassregeln der Zellen und Colonieen und namentlich der Einrichtungen zur Sicherung der Ernährung ist deutlich im Pflanzensystem widergespiegelt.

Im Wasser ist das Leben entstanden und vorwiegend in seinen niederen Formen im Wasser dauernd geblieben; aber Thiere und Pflanzen haben auch das feste Land erobert. Das Infusor, der Fisch, die Floridee, welche, aufs Land gebracht, keine der Situation entsprechende Bewegung zu machen, keine geeignete Stellung einzunehmen verstehen, ja einem sicheren,

meist schnellen Tode verfallen, zeigen uns, dass der Schritt vom Wasser- zum Landleben nicht ohne eine bemerkenswerthe Umgestaltung der gesammten Organisation geschehen kann. Nie mag der Kampf ums Dasein, soweit er nicht in der Concurrenz der Gleichberechtigten, sondern in der Anpassung an gänzlich neue Lebensverhältnisse besteht, furchtbarer gewesen sein, als in jener Periode der Längstvergangenheit, als das Urmeer infolge der fortschreitenden Profilirung der festen Erdrinde sich mehr und mehr in Klüfte und Tiefen zurückzog, in welche das Leben nicht folgen konnte. Nur ein kleiner Theil der Thierwelt vermochte sich dem Tiefenleben anzupassen. Aber dem Ueberschuss der Geburten der übrigen Thiere und der Pflanzen standen als Wohnort nur die Klippen zu Gebote, die sich nun aus dem Urmeer erhoben; hier jedoch waren die Geisseln der Flagellaten, die Plasmanetze der Sarcodinen, die ganze im Zusammenhang mit den Bedingungen des Wasserlebens entstandene Organisation der Lebewesen einfach nicht mehr möglich. Im Thierreich ist am deutlichsten zu sehen, wie der Uebergang zum Landleben Bau und Leistungen der Organe beeinflusste, aus Schuppen Federn und Haare, aus Flossen Beine, aus Kiemen Lungen schuf, ja in die fundirtesten Tiefen der Baupläne sogar eingriff. Keine der circulär gebauten Arten, wie sie das Meer in unendlicher Formenfülle von den Sarcodinen an, in den Coelenteraten, den Echinodermen hatte entstehen sehen, blieb unter den neuen Lebensverhältnissen möglich; selbst die Nähe des festen Bodens, am Meeresufer, in den süssen Gewässern, scheint die dorsiventralen Formen den radiären gegenüber zu begünstigen.

Auch in der Pflanzenwelt waren diese Verhältnisse von bestimmendem Einfluss. Auch hier haben wir entsprechende Eingriffe in die Baupläne zu constatiren: in der Hochsee flottiren noch heute die circulären Diatomeen, am Boden der Gewässer kriechen die dorsiventralen. Die phototactische Polarität der schwärmenden Algen combinirt sich bald mit geotactischer Reizbarkeit, die höheren Arten werden sesshaft und stehen nun unter dem bestimmenden Einfluss des Heliotropismus und des Geotropismus. Dieser letzte wird mehr und mehr das Regulativ der statischen Construction des Pflanzenleibes, jener tritt in den Dienst der Ernährung. Die Resultante beider wird zu dem juste milieu, das die functionelle Einheit der Colonie-Individuen sichert und kennzeichnet. Je mehr aber die Pflanzenwelt das feste Land erobert, je mehr sich die Reminiscenzen an das frühere Wasserleben verlieren, desto mehr inducirt der feste Boden den Pflanzen s e i n e Reizwirkung, den Geotropismus; eine geocentrische Polarität bildet sich aus und beherrscht den Aufbau der Pflanzen, die Lichtwirkung verliert ihre bei den freilebenden Wasserbewohnern führende Rolle.

Nicht minder wie die innere ändert sich auch die äussere Organisation mit dem Uebergang zum Landleben. Schon im Wasser bauen die Fadenalgen resistentere Membranen, während sie am Boden festen Fuss fassen: noch in der alten Umgebung siedeln sie sich in einer neuen Heimath an.

Nunmehr werden sie infolge der Niveauschwankungen des Wasserspiegels gezwungen, sich an einen vorübergehenden Aufenthalt ausserhalb des Wassers zu gewöhnen. Mit der Zeit emancipiren sie sich. In einem Medium von geringerem specifischem Gewicht, in der Luft, muss ihre Construction, im Wasser ehemals auf Zugfestigkeit gerichtet, die nöthige Biegungsfestigkeit erhalten. In dichtem Zusammenschluss wissen die Moose sich aufzurichten und sich die Feuchtigkeit zu sichern, deren sie bedürfen. Die Farnbäume, höher und selbständiger, bauen Panzer, um sich gegen die dörrende Luft zu schützen, wie die Calamiten, oder legen Lederkoller an, wie die Lepidodendren. Oder ein todter Mantel alter Gewebereste schützt die Stämme, bis sie lernen, sich ein lebendes Gewand zu bilden, das ihrem Wachsthum Folge leistet: die Rinde der Coniferen und der Angiospermenbäume. Und endlich werfen die Pflanzen die schwerfällige Rüstung ganz ab; die leichtgebauten Kräuter nehmen die Concurrenz mit der subtilen Construction der Bäume auf, siegreich, wie einst in jener Schlacht des ausgehenden Mittelalters leicht bewegliche Bogenschützen die vom Scheitel bis zur Sohle in Stahl geschienten Ritterschaaren niederrangen.

Dass diese Um- und Ausbildung der gesammten Organisation der Pflanzen, welche von jeher in jedem natürlichen System zum Ausdruck gelangt ist, in engem Zusammenhang mit dem grossen Eroberungskrieg gestanden hat, den die Pflanzen um ihre Wohnsitze geführt, wer könnte das wohl verkennen? Offenbar sind die Erfahrungen und Errungenschaften der Individuen, welche die Vorkämpfer waren, den Arten zugute gekommen; Selection hat sie fixirt und schuf so die vollkommene Anpassung der Formen. Der Kampf ums Dasein drückte den Arten so sehr seinen Stempel auf, dass es fast scheinen könnte, als habe er nicht nur ihr Gewand, sondern sie selbst geschaffen.

Um meinen Standpunkt zur Frage von der Vererbung erworbener Eigenschaften klarzustellen, habe ich einige Worte hinzuzufügen. Wir sehen erworbene Eigenschaften im Experiment sich nicht vererben, und doch fordern die Anpassungen in der Natur geradezu zu einer solchen Annahme heraus. Das giebt mir den Anlass zu folgenden Erwägungen. Eine jede Pflanze, die ich herausgreife, erweist sich den Verhältnissen nach als eine vollkommene Anpassung; aber ihr Anpassungsvermögen ist damit keineswegs erschöpft. Dies wird alsbald ersichtlich, wenn neue Verhältnisse an die Pflanze herantreten, vorausgesetzt, dass diese so geartet sind, dass überhaupt eine Anpassung möglich ist. Dieses zunächst latente Plus der Anpassungsfähigkeit wird unter Umständen — im Kampf ums Dasein — dauernd in Anspruch genommen. Die Betriebssicherheit würde darunter leiden, wenn nicht eine neue Reserve (Anpassungsfähigkeit) geschaffen würde. Die Einbeziehung der alten Reserve in den Betrieb kann durch die Bildung einer neuen sanktionirt werden.

Völlig unbeweisend gegen die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften sind übrigens die Verstümmelungsversuche, welche vor Jahren so viel Staub aufwirbelten. Die neue Anpassung eines verstümmelten Körpers besteht nicht in der Unterdrückung eines Organes, sondern in der ersatzweisen Uebernahme der Funktionen des amputirten Theiles durch andere Theile des Körpers. Die Vererbung der infolge der Verstümmelung erworbenen Eigenschaften kann also nicht in dem Fehlen des betreffenden Körpertheiles bei der

Nachkommenschaft bestehen: das hiesse ja, dass etwas wirkt, was nicht da ist, — sondern müsste in einer leichteren speciellen Anpassung gesucht werden. Ob diese thatsächlich vorliegt, ist bei der üblichen Versuchsanstellung nicht zu ersehen, da das Nochvorhandensein des zu dem Versuch verwendeten Organes bei der Nachkommenschaft der neuen Anpassung unbedingt entgegen wirken muss.

Es käme auf einen Versuch an, ob etwa der seit über 200 Jahren in französischen Gärten unter Schnitt gehaltene Taxus eine Nachkommenschaft giebt, welche leichter oder überhaupt anders auf den Schnitt reagirt, als wilde Eiben. Es wäre zu untersuchen, ob die Gartenrosen, welche der Gärtner stets auf Wildlingen oculirt zieht, sich leichter aufoculiren lassen, als andere wurzelecht gezogene Rassen. Sollte sich herausstellen, dass die ersteren ein mehr und mehr abnehmendes Wurzelvermögen besitzen, so bewiese das nicht die Vererbung erworbener Eigenschaften, sondern den auch sonst vielfach beobachteten Effect des Nichtgebrauches von Organen.

Mancherlei Beobachtungen an Hausthieren und Culturpflanzen, an den Bewohnern extremer Standorte, Alpenpflanzen, Succulenten etc. lassen die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften nicht gar so gewagt erscheinen; vielmehr freilich spricht für sie das Verhalten mancher parasitischer Pilze (die „species sorores" bei den Uredineen, Ustilagineen) und namentlich die exquisit biologischen Species der Bacterien.

Noch einen dritten Factor von bestimmendem Einfluss auf die Werdegeschichte der Pflanzenwelt haben wir hier zu erwähnen. Der Verlust der freien Ortsbewegung, der Uebergang zum Landleben wirkten mehr vielleicht noch als auf den Erhaltungstrieb des Individuums auf denjenigen der Art, d. h. auf die Fortpflanzung ein. Das Meer ist eine gütige, allumfassende Mutter, in deren Schooss der zarteste Keim geborgen und geschützt war; erst auf dem Lande ist eine eigentliche Fürsorge für die Nachkommenschaft nöthig geworden. Eine so hochstehende complexe Pflanze wie *Fucus* sehen wir noch nackte Eier hinaus ins Meer gebären: mögen sie selbst zusehen, was aus ihnen wird. Schon Süsswasseralgen von viel niedrigerer Organisation, etwa das fadenförmige *Oedogonium*, treffen wunderbare Maassregeln zur Sicherung des Sexualactes und der sich bildenden Spore.

Der Uebergang zum Landleben bedingte einen neuen Kampf um das Fortbestehen der Art und neue Siege. Um so deutlicher markiren diese sich im System, als hier eine Sphäre des Pflanzenlebens in den Vordergrund tritt, die sexuelle, welcher wir seit Linnés prophetischen Gedanken die erste Stimme bei der Eintheilung der Pflanzenwelt einräumen. Archegoniaten, Siphonogamen, Embryophyten, Angiospermen, sie alle verdanken sogar ihren Namen den speciellen Einrichtungen, welche sie zur Sicherung ihrer Nachkommenschaft ausgebildet haben.

Andere biologische Factoren von weniger allgemeiner Wirkung mögen in den speciellen Untersuchungen zur Besprechung gelangen. Die vorgezogenen Beispiele zeigen ja zur Genüge das Anrecht, das die vergleichende Biologie besitzt, bei dem Suchen nach dem in dunkler Vergangenheit liegenden Stammbaum der Pflanzenwelt eine Fackel voranzutragen.

II. Die Urstämme des Pflanzenreiches.

Wie convergiren die Reihen des Thier- und Pflanzenreiches? pag 139. — Allgemeine Gliederung des Pflanzenstammbaumes; pag. 140. — Ausblick auf die Klassen der Protozoen; pag. 145. — Bestand des Protophytenreiches; pag. 148. — Monophylie beider grossen Reiche? pag. 151.

Die Lehre von der Einheit der gesammten organischen Welt, welche im griechischen Alterthum namentlich Empodocles nachdrücklich vertreten zu haben scheint[1]), und welche bis zur Mitte des neunzehnten Jahrhunderts Schwann, Kölliker und endlich Ferdinand Cohn[2]) zum Fundament der vergleichenden Morphologie und Physiologie der Zelle gemacht haben, zählt zur Zeit unter den Naturforschern wohl nur Freunde. Sie stützt sich auf die mannigfachen Uebereinstimmungen, welche zwischen Thieren und Pflanzen, zwischen einfachen und hochentwickelten Lebewesen bestehen. Im Sinne der Descendenztheorie sind sie schon von Cohn als Documente eines gemeinsamen Ursprunges der anscheinend unendlich verschiedenen Arten der beiden Reiche gedeutet worden; eine Auffassung, welche sich bald die gesammte Naturwissenschaft und namentlich die Darwinistische Richtung mit grossem Nutzen zu eigen machte.

Jedermann weiss, dass sich die ausgesprochenen Unterschiede, welche zwischen den höheren Gliedern des Thier- und Pflanzenreiches bestehen, bei den einfacheren mehr und mehr verwischen. Auch das ist allgemein bekannt, dass es einige Gruppen primitiver Organismen giebt, welche gewissermassen strittiges Gebiet zwischen den beiden Schwesterwissenschaften Zoologie und Botanik darstellen, Lebewesen, welche der Zoologe ebensowenig in seinem System missen möchte, wie der Botaniker in dem seinen. Die Wissenschaft hat, namentlich angeregt durch Häckel, welcher aus den niederen Lebewesen ein eigenes Reich, das der Protisten, schaffen wollte, lebhafte Discussionen über dies Grenzgebiet gesehen.

Unsere Kenntnisse über die einfachsten Organismen sind noch in vielen wesentlichen Punkten ausserordentlich lückenhaft. Gleichwohl heben sich aus der grossen Mannigfaltigkeit der Formen die Hauptgruppen, welche die ersten Verzweigungen des Stammbaumes bilden, in leidlich scharfen Umrissen heraus. Sie sind im Pflanzenreich freilich nicht so deutlich wie im Thierreich, wo sie im System jetzt allgemein als die Klassen der Protozoen zum Ausdruck kommen. Ob aber diese ersten Aeste des grossen Stammbaumes wirklich von einer gemeinsamen Wurzel abzuleiten sind, wird wohl immer der Discussion unterworfen bleiben.

---

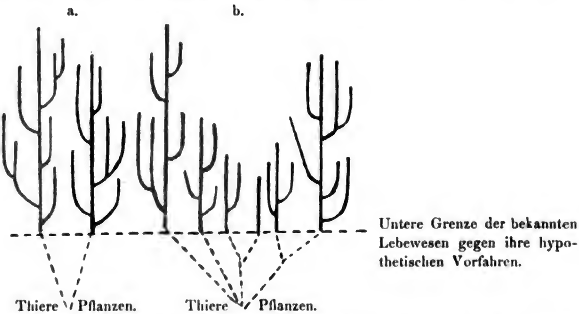
1) Vgl. E. Meyer, Geschichte der Botanik I, pag. 49.

2) F. Cohn, Nachträge zur Naturgeschichte des *Protococcus pluvialis* Kg., Nova Acta 1850.

Für den Aufbau unserer Studien scheint die Frage übrigens zunächst nicht von Bedeutung zu sein; die Gesichtspunkte, welche wir für ihre Beantwortung geltend zu machen haben, werden sich erst im Laufe der Untersuchung ergeben. Im Grunde genommen macht es ja auch keinen grossen Unterschied, ob wir einen gesonderten Ursprung für jede der primitiven Reihen oder nur eine einmalige Urzeugung annehmen — in beiden Fällen setzen wir uns in Widerspruch zu aller Erfahrung.

Von grösstem Interesse wird es dagegen sein, zu prüfen, wie die Reihen des Thier- und Pflanzenreiches gegen einander convergiren, ob unter sich oder wechselseitig. Im ersteren Falle würden wir für den Gesammtbestand jeden Reiches einheitlichen Ursprung anzunehmen haben; im zweiten erschienen die Reiche in sich polyphyletisch, auch wenn wir schliesslich alle Reihen von einem gemeinsamen Ursprungsort herleiten.

Ein Schema wird die Verschiedenheit der Stammbäume je nach der einen oder der anderen Annahme am leichtesten zum Ausdruck bringen. In demselben sind, wie in einigen der folgenden, die thierischen Reihen durch Roth, die pflanzlichen durch Grün gekennzeichnet.



Schemata für die Monophylie (a) oder Polyphylie (b) der Pflanzen und der Thiere unter der Annahme eines gemeinsamen Ursprunges beider Reiche.

* * *

Gehen wir, um eine Entscheidung zu gewinnen, von einem festen Punkte aus.

Die Archegoniatenreihe scheint, wie uns Hofmeister vor fünfzig Jahren überzeugend dargethan hat, in sich einen geschlossenen Theil des natürlichen Stammbaumes der Pflanzenwelt zum Ausdruck zu bringen. Nur von Archegoniaten können weiter die Gymnospermen und die Angiospermen ihren Ursprung genommen haben, denn sie repräsentiren in ihren Reproduktionserscheinungen ein Stadium, das an sich nicht, sondern nur als Weiterbildung

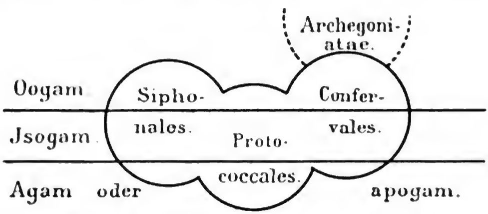
der Archegoniatencharaktere verständlich erscheint. Alle Cormophyten erscheinen somit monophyletisch.

Wenn irgend eine Reihe der Thallophyten das Material für die Bildung der Cormophyten abgegeben hat, so ist es unzweifelhaft die der Chlorophyceen gewesen. In Bezug auf die Ernährung herrscht, soweit wie nicht secundär die selbständige Bereitung der organischen Nahrung wieder aufgegeben ist, vollständige Uebereinstimmung zwischen allen Chlorophyceen und Cormophyten, während die übrigen Thallophyten theils andere assimilatorische Apparate besitzen (Braunalgen, Rothalgen, Blaualgen), theils aus anderen Gründen offenbar abseits zu stellen sind (Conjugaten). Der Generationswechsel, welcher im Leben der Archegoniaten und, in verschleierter Form, auch der Phanerogamen, eine grosse Rolle spielt, ist bei den Chlorophyceen vorbereitet und bei ihrer höchsten Form, *Coleochaete*, schon typisch entwickelt. In ihrem vegetativen Aufbau stehen die Chlorophyceen zwar tief unter den Cormophyten, aber die niedrigsten der letzteren, die Moose, zeigen doch noch ausgeprägte thallophytische Reminiscenzen. Der wesentlichste Unterschied beider liegt aber in einer morphologischen Differenz, welche zugleich von grösster biologischer Bedeutung ist, darin nämlich, dass die weiblichen Sexualzellen der Cormophyten schon vor der Befruchtung eine aus lebenden Zellen gebildete Hülle erhalten, welche die sofortige Weiterentwickelung der befruchteten Eizelle möglich macht. Aber auch in dieser Beziehung finden wir unter den Chlorophyceen deutliche Vorstufen: *Chara*, *Coleochaete*, *Oedogonium*, *Sphaeroplea*, *Ulothrix* führen uns in absteigender Linie die primitiven Einrichtungen der Fürsorge für das Sexualproduct vor. Noch ersichtlichere Uebereinstimmung herrscht bezüglich der männlichen Geschlechtszellen, welche von den Chlorophyceen bis zu den Angiospermen hin eine durch zahlreiche Zwischenglieder markirte gleichsinnige Differenziation aufweisen.

Viel grösser als unter den Cormophyten sind die Differenzen im Bau und der Fortpflanzung bei den Chlorophyceen. Doch die Beziehungen der einzelnen Familien zu einander sind schon seit einer Reihe von Jahren anscheinend richtig verstanden worden. Wir haben es, wenn wir weiter den Faden rückwärts aufrollen, zunächst mit zwei Reihen zu thun, deren hoch entwickelte Formen auf einfachere zurückgehen. Das Mittel, die Organisationshöhe zu steigern, ist in beiden Reihen das gleiche, der Aufbau neuer Einheiten aus Zellencolonieen. Bei den Siphonales wird der engste Zusammenhang der Colonisten durchgeführt, sie fügen sich unter gemeinsamer Schutzdecke zum Syncytium zusammen. Bei den Confervales ist der Bau wohl lockerer gefügt, da jede Zelle, für sich umkapselt, sich eine grössere Selbständigkeit wahrt, aber das Princip hat seine Vortheile, die sich namentlich bei localen Zerstörungen der Schutzdecken und in der viel fortbildungsfähigeren Arbeitstheilung äussern. Die Cormophyten, welche ausnahmslos den Bauplan der Confervales adoptirt haben, müssen also

wohl von diesen, nicht von den Siphonales hergeleitet werden. Beide Reihen der Chlorophyceen lehnen sich mit deutlichen Zwischengliedern an eine dritte, tieferstehende Reihe an, die Protococcales, characterisirt durch ihre schwach oder garnicht entwickelte Coloniebildung.

Neben den Bauverhältnissen mögen auch hier wieder die Hauptzüge der Fortpflanzungserscheinungen berücksichtigt werden; sie geben uns die besten Handhaben zur Beurtheilung der Reihe. Die Siphonales, wie die uns jetzt mehr interessirenden Confervales sind theils oogam, theils isogam. Uebergänge vermitteln zwischen beiden Formen der Sexualität, und wir gewinnen leicht die Ueberzeugung, dass die Oogamie nichts anderes als eine Weiterentwickelung der Isogamie darstellt. Aber auch schon unter den Protococcales giebt es oogame Formen, wenn auch die Isogamie vorwiegt; zum Theil fehlt ihnen die geschlechtliche Fortpflanzung auch ganz. Erst später kann untersucht werden, ob diese Gruppen als agam oder als apogam zu betrachten sind. Wir wollen ferner — ganz provisorisch — annehmen, dass auch bei einigen Gruppen der Siphonales und Confervales, wo sexuelle Erscheinungen noch nicht bekannt sind, solche thatsächlich fehlen. Dann würde sich die durch beistehende Figur ausgedrückte Anordnung der



Verhältniss der Chlorophyceengruppen nach ihrer Sexualität.

Gruppen ergeben. Jedenfalls haben wir uns die Siphonales und Confervales nicht als directe (apicale) Fortsetzung der Protococcales zu denken, sondern als (laterale) Angliederungen an ein Stammstück, das seinen eigenen Culminationspunkt hat *(Hydrodictyon)*. Dieses Verhältniss der höheren zu den tieferen Reihen besteht übrigens nicht nur hier, sondern sehr häufig, vielleicht immer. Es scheint, dass die Endglieder einer Reihe stets zu sehr specialisirt sind, um noch divergirenden Seitenreihen den Ursprung geben zu können.

Das Leben der Zellen spielt sich bei den Protococcales — wie bei ihren Nachkommen — im Wesentlichen innerhalb besonderer fester Hüllen ab, welche active Ortsveränderungen unmöglich machen. Jedoch können die Zellen der Protococcales, von gewissen Ausnahmen abgesehen, zeitweilig diese Hüllen verlassen, um mit einer anders gearteten Membran, welche

rudernden Cilien den Durchtritt gestattet, umkleidet, frei im Wasser zu schwärmen. Sie gleichen nun vollständig den Flagellaten, speciell der Gruppe derselben, welche die Zoologie als Phytoflagellata bezeichnet. Das Schwärmerstadium kommt auch noch bei den Siphonales und Confervales, wenn auch im Ganzen seltener, vor; hier ist es gewöhnlich nicht die ganze Colonie, welche ihr selbstgebildetes Gehäuse verlässt *(Botrydium, Ulothrix)*, sondern nur einzelne Zellen *(Oedogonium)*, oder auch Syncytien-Abschnitte *(Vaucheria)*. Die frei werdenden Zellen haben zwei Hauptaufgaben, welche ihnen deshalb speciell zufallen, weil ja der Aufbau der Pflanze unbeweglich ist: sie haben neue Wohnorte aufzusuchen und die räumliche Vereinigung der Geschlechter zu bewirken. Sie sind Zoosporen oder Gameten. Auch als Gameten haben sie zunächst die Aufgaben der Zoosporen zu erfüllen (Planogameten). Wenn aber der eine Gamet unbeweglich wird, die Charaktere des Eies annimmt, so wird der andere zum Spermatozoon und hat nur noch das Ei aufzusuchen; der neue Wohnort wird dann durch passive Bewegungen erreicht. Der weibliche Gamet verliert rasch die Flagellatennatur, die der männliche noch sehr lange beibehält.

An der Grenze der Flagellaten und der Protococcales steht eine der merkwürdigsten Familien der niederen Lebewelt, die Volvocaceen. Bei ihnen liegt das Hauptgewicht auf dem beweglichen Stadium, nur vorübergehend und anscheinend im Connex mit bestimmten biologischen Aufgaben nehmen sie die bewegungslose umhüllte Form an, sie encystiren sich, wie viele, vielleicht alle Urwesen (Protisten). Sie sind echte und unzweifelhafte Flagellaten, die zwar den Modus ihrer Ernährung — Assimilation mittels reinem Chlorophyll — nicht mit ihren Klassengenossen, sondern mit den Chlorophyceen und den höheren Pflanzen theilen, im Uebrigen aber Beziehungen nicht nur zu diesen, sondern ebenso zu den verschiedenen Klassen der thierischen Protisten aufweisen.

In dieser Berührung mit dem Thierreich endet zunächst unsere Rückwärtsverfolgung der grossen Reihe der Pflanzen. In den Flagellaten liegt die Wurzel ihres Stammbaumes. Prüfen wir nun, ob die bisher nicht berücksichtigten Gruppen des Pflanzenreiches als Aeste des Hauptstammes oder als Nebentriebe des gleichen Wurzelsystems aufzufassen sind, oder ob sie ganz abseits stehen.

Die drei möglichen Fälle scheinen alle realisirt zu sein.

Die Pilze gliedern sich deutlich in eine algenähnliche, schwach oder auch garnicht an das Landleben angepasste und in eine stärker differenzirte, vollständig terrestrische Gruppe, in welcher selbst Rückanpassungen an das Leben im süssen Wasser sehr selten, im Meer überhaupt nicht mehr vorkommen. Trotzdem ist man über die Ableitung der ganzen Reihe von den Algen nie im Zweifel gewesen, ja, zahlreiche Einzelheiten im Bau und in der Fortpflanzung der algenähnlichen Pilze weisen auf ihren Ursprung von den Siphonales hin, doch bleibt zu prüfen, ob diese specielle Ableitung wohl für

alle die sehr differenten Familien wahrscheinlich ist, die man heute zu den Pilzen zählt. Jedenfalls gliedert sich die Hauptmasse an den grossen Stammbaum an.

Die Braunalgen verrathen in ihren Fortpflanzungserscheinungen den Flagellatencharakter ebenso deutlich, wie die Chlorophyceen, doch gehören sie mit diesen nicht zur gleichen Ernährungsgemeinschaft. Sie werden demnach von einer neben den Volvocaceen stehenden, braun pigmentirten Gruppe der Flagellaten (den Chrysomonadineae?) abzuleiten sein. Sie nehmen also ihren Ursprung aus der Wurzel des Hauptstammes.

Das gleiche gilt von einer Reihe, die wir mit Wettstein als diejenige der Zygophyten bezeichnen wollen. Verfolgen wir sie rückwärts durch die Bacillariales zu den Peridinales, so befinden wir uns wieder bei einer Abtheilung der Flagellaten, den Dinoflagellaten. Diese Gruppe steht freilich den Volvocaceen in ihrer Morphologie merklich ferner als die muthmaasslichen Vorfahren der Phaeophyceen, während sie sich jenen in Bezug auf ihre Assimilation zum Theil conform verhält.

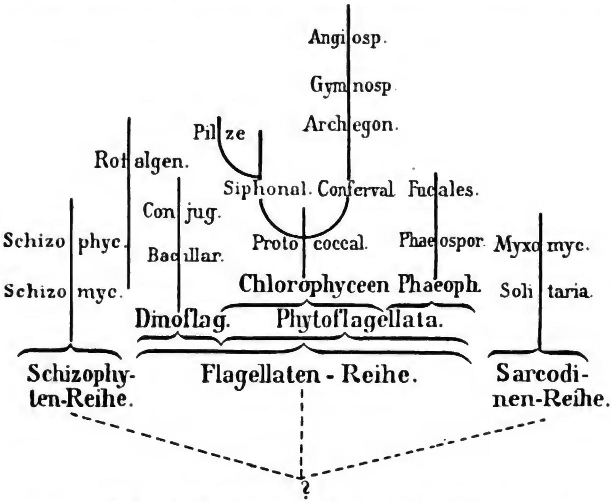
Ausserordentliche Schwierigkeiten macht dagegen die Fixirung des Verhältnisses der Rothalgen (mit Einschluss der Dictyotales) zu den übrigen Klassen. Sie sind alle oogam. Wir dürfen wohl postuliren, dass sie isogame Vorfahren gehabt haben. Wären uns diese bekannt, so würden wir wohl die nöthigen Handhaben besitzen, um diese grosse Klasse richtig zu den übrigen zu stellen. Nach ihrer Entwickelungshöhe wollen wir sie einstweilen neben die Chlorophyceen stellen; einige Erwägungen über ihren muthmaasslichen Ursprung sollen in einem späteren Kapitel zur Sprache kommen.

Die beiden Klassen, welche nunmehr noch übrig bleiben, die Schizophyten und die Myxothallophyten, lassen sich dagegen garnicht in die Flagellatenreihe einfügen. Zwar fehlt auch ihnen ein Schwärmstadium nicht, während dessen sie als einzellige Wesen mit einer oder mehreren Cilien sich im Wasser umhertummeln, aber ihre Unterschiede den übrigen Pflanzen gegenüber sind doch zu in die Augen springende, als dass man an nähere Beziehungen denken könnte. Die Myxothallophyta stehen zudem einer anderen Protozoenklasse, den Sarcodinen, so nahe, dass sie dieser als pflanzliche Nebenreihe angegliedert werden können, wie die Phytoflagellata und Dinoflagellata den thierischen Flagellaten; hingegen weisen die Schizophyten auch zu den thierischen Klassen keine Beziehungen auf und müssen daher als eigene Reihe aufgefasst werden.

Die Schizophytenreihe ist vollständig ungeschlechtlich (agam); die Myxothallophyta sind es auch, doch da ihre thierischen, marinen Stammesgenossen eine — sehr selten eintretende — Sexualität besitzen, so sind sie vielleicht nur apogam; die Flagellatenreihe ist in ihrer Hauptmasse sexuell, umfasst aber sehr viele Formen, bei welchen sexuelle Erscheinungen nicht bekannt sind.

Die bisher skizzirten Anschauungen über den Aufbau des Pflanzenstammbaumes sollen im Folgenden ausführlich und namentlich biologisch

begründet werden. Zunächst mag hier als Uebersicht ein Entwurf des Stammbaumes eingefügt werden, in welchem die Polyphylie des Pflanzenreiches zum Ausdruck kommt. Wie wir oben andeuteten, dürfen wir ver-



Uebersicht des Pflanzenreiches nach den drei Urstämmen.

muthen, dass die Reihen des Pflanzenreiches, wenn sie uns auch heute selbständig entgegentreten, schliesslich doch auf eine uns unbekannte Urform als gemeinsame Wurzel zurückgehen.

* * *

Nachdem wir einmal bei der Rückwärtsverfolgung des Pflanzenstammbaumes auf Organismen gestossen sind, welche man mit gewissem Recht auch als Thiere bezeichnet hat, und die mindestens echten Thieren sehr nahe stehen, wird es angezeigt sein, die so gewonnene Fühlung mit der Nachbarwissenschaft zu Gunsten unserer Studien über das natürliche System zu verwerthen.

Die bisher genannten Thierklassen, die Flagellaten und die Sarcodinen gehören zu den Protozoen, zusammen mit den Sporozoa, Ciliata (Infusoria) und Suctoria (Acineta). Man fasst diese fünf Klassen nicht als gleichwerthig auf. Zunächst sind die Suctoria anscheinend Nachkommen einer Reihe der

Ciliaten, von denen sie sich im ausgebildeten Zustand dadurch unterscheiden, dass sie, festsitzend, keine Rudervorrichtung, locomotorische Organellen [1]) besitzen, statt dessen in ihren Saugtentakeln ausgebildetere Ernährungsorganellen, als die Infusorien in ihren Cilien. Einzelne Suctoria vermögen aber vorübergehend ihre Saugtentakeln einzuziehen und dafür ein Cilienkleid nach Art der Infusorien zu bilden, mit welchem sie schwärmend einen neuen Wohnort aufsuchen; und allgemein besitzen die Suctoria eine Vermehrung durch sich ablösende Knospen, welche als „Ciliosporen" ganz wie junge Infusorien (etwa Vorticellen) schwärmen, bevor sie sich an einem festen Gegenstand ansiedeln und ihre Saugwerkzeuge bilden. Ja, eine marine Suctorie, *Hypocoma*, behält auf ihrer Ventralseite zeitlebens das Wimperkleid.

Sind somit die Suctoria als eine schon abgeleitete Thierklasse aufzufassen, so versteht es sich wohl von selbst, dass wir zwischen ihnen und den niederen Pflanzen keine Beziehungen zu erwarten haben.

Aber auch schon die Klasse der Ciliaten oder echten Infusorien steht den Pflanzen fern. Sie umfasst zwar noch stets einzellige Wesen, aber die Zelle zeigt hier bei bedeutender Grösse eine ausserordentlich hohe Differenciation und entsprechende Leistungsfähigkeit. Einer chemisch von der Körpersubstanz differenten Hülle entbehren die Infusorien zwar, aber ihr Ectoplasma ist aus drei Schichten gebildet, der Pellicula mit dem Cilienkleid, der Alveolarschicht mit der primitiven Musculatur (Myonemen) und der Corticalschicht mit den Trichocysten, anscheinend Schutz- und Trutzwaffen, entsprechend den Nesselapparaten der Metazoen. Das Endoplasma ist nicht minder complicirt gebaut. Es umschliesst pulsirende Vacuolen — angeblich ein Excretionssystem, dem Harnapparat vergleichbar, richtiger wohl als Respirationsorgane gedeutet, welche das in den Körper aufgenommene Wasser nach Benutzung desselben als Sauerstoffquelle wieder ausscheiden, — die Nahrungsvacuolen, ad hoc gebildete Hohlräume, in welchen die feste Nahrung verdaut wird, und mindestens zwei Kerne. Der eine derselben, der Grosskern, scheint vorwiegend chemische Functionen zu erfüllen; ihm gesellt sich, wenn er rundlich ist, ein, wenn er gestreckt ist, eine Mehrzahl von Kleinkernen bei, deren Aufgabe vorwiegend auf dem Gebiete der Fortpflanzung liegt, sei es der ungeschlechtlichen Theilung oder der geschlechtlichen Conjugation.

In all diesen Eigenthümlichkeiten der Organisation ist ein grosser Abstand gegen die Pflanzen ausgesprochen, welcher in der Differenciation und Arbeitstheilung der Bewegungsorganellen noch mehr hervortritt. Neben den rudernden Cilien finden wir auch steuernde, andere werden noch kräftiger ausgebildet (Cirren) und dienen wie Beine zum Laufen auf festem Grunde oder zum Abstoss beim Springen; wieder andere treten directer in den Dienst der Ernährung und erzeugen den Strudel im Wasser, welcher dem Zellenmund die feste Nahrung zuführt; diese wird im Zellenschlund durch eine undulirende

---

[1]) Unter dieser Bezeichnung versteht die Zoologie die Organe einzelliger Lebewesen.

Membran weitergeleitet, welche wohl aus seitlich mit einander verschmolzenen Cilien gebildet ist. Auf der nimmerruhenden Lebhaftigkeit der mannigfachen Wimperbewegungen beruht der uns frappirende specifisch thierische Charakter der Infusorien, ihr gewandtes und scheinbar rein willkürliches Umherschwimmen, Entlanglaufen, Durchkriechen, durch welches sie sich nicht nur von allen beweglichen Pflanzenzellen, sondern nicht minder auch von den übrigen Protozoen unterscheiden. Freilich darf man diesen augenfälligen Abstand auch nicht überschätzen. Zur Vorsicht mahnt namentlich der Umstand, dass es neuerdings gelungen ist, als Regulative für scheinbar willkürliche Bewegungen der Infusorien Reizerscheinungen nachzuweisen, wie sie ganz entsprechend auch bei den Pflanzen wirksam sind, Geotaxis, Phototaxis, Thermotaxis, Chemotaxis, zu welchen die bei den Pflanzen allerdings bisher kaum nachgewiesene Thigmotaxis (Richtung durch Contactreize) kommt.

Wie die Suctorien, so stellen also auch die Ciliaten eine Klasse der Protozoen dar, welche für die Beurtheilung der niederen Pflanzen, als zu fernstehend, nicht in Betracht kommt.

Viel eher könnte man an Beziehungen zwischen den einfachsten Thallophyten und den Sporozoen denken. Sie sind Parasiten und könnten mit den niedrigsten pilzähnlichen Organismen (Pseudosporeen, Vampyrelliden) verwandt sein. Eine solche Vermuthung wird uns um so näher gelegt, als hier wie dort amöboide Stadien vorkommen. Aber das genauere Studium der Sporozoen, zu welchem neuerdings namentlich die Malariaparasiten den Anstoss gegeben haben, zeigt doch, dass wir es hier allgemein mit einer Klasse von höherer Stellung zu thun haben; die Einfachheit der Gestalten kann nicht als eine primitive aufgefasst werden, sondern ist der Ausdruck von Reductionen namentlich in der Ausbildung der Körperoberfläche mit dem Bewegungsapparat, wie sie auch bei Metazoen im Gefolge der endoparasitischen Lebensweise auftreten. Wir haben demnach nicht viel Aussicht, nähere Beziehungen zwischen den Sporozoen und den Pflanzen zu finden, doch soll die Möglichkeit derselben keineswegs bestritten, sondern am geeigneten Orte geprüft werden.

Von den fünf Klassen der Protozoen bleiben uns also zunächst nur zwei übrig, an welche die Pflanzen sich anlehnen. Die Beziehungen der Sarcodinen zu den Myxothallophyta haben anscheinend bisher nicht sonderlich viel Interesse gefunden, desto häufiger sind diejenigen der Flagellaten zu den Algen besprochen worden. Sie sind auch viel deutlicher. Unter den Flagellaten stehen rein thierische Reihen neben rein pflanzlichen; bei einigen Gruppen lässt sich kaum entscheiden, wohin sie gravitiren. Die Berührungspunkte liegen nicht an der Peripherie des Flagellatenreiches, sondern inmitten der Klasse an einer ganzen Anzahl von Orten.

* * *

Mit demselben Recht, wie man die Flagellaten als Protozoen bezeichnet, kann man einige ihrer Ordnungen auch Protophyten nennen. Die Botanik macht jedoch von dem Begriff der Protophyten nicht soviel Gebrauch, wie die Zoologie von dem der Protozoen. Der Hauptgrund ist ersichtlich der, dass die Protophyten allmählicher und vermittelter, auch an mehr Stellen in die Metaphyten übergehen, also eine scharfe Trennung, wie sie zwischen Protozoen und Metazoen besteht, kaum ausführbar ist. Immerhin kann es zur Klärung der Sachlage wohl dienlich sein, auch das Reich der Protophyten einmal auf seinen Bestand zu prüfen.

Nach oben hin kann man Protozoen und Protophyten wohl kaum durch ganz übereinstimmende Definitionen abgrenzen. Die Protozoen sind dadurch charakterisirt, dass sie entweder einzellig bleiben, oder doch nur lose vereinigte Colonieen bilden, in welchen der Zelle der Werth eines Einzelthieres zukommt. Arbeitstheilung und Centralisation stehen auf der tiefsten Stufe. Die Metazoen, zu welchen die zweizelligen Gregarinen eine halbe Brücke hinüberschlagen, haben von ihren niedrigsten Formen an (Coelenteraten) einen wesentlich complicirteren Bauplan (Eifurchung, Gastrulation, Anlage von Ectoderm oder Entoderm etc.), der dann mit entsprechenden Modificationen bis zu den höchsten erhalten bleibt. Nicht allein, dass sich in der Disposition der Zellen eine feine räumliche Arbeitstheilung ausspricht, es wird von den Metazoen auch zeitlich eine Art von Arbeitstheilung eingeführt, derart, dass in einem Jugendstadium (Larve, Embryo) die Construction des Körpers erfolgt, der erst dann als ausgebildetes Individuum die specieller animalischen Functionen übernimmt.

Ein entsprechender Bauplan, auch viel einfacherer Art, lässt sich bei den Metaphyten keineswegs von Anfang an nachweisen; er tritt als regelmässige Erscheinung erst bei den Archegoniaten auf, während bei den Thallophyten die Fixation der Keimbezirke theils auf niedrigster Stufe steht, grösstentheils aber ganz fehlt. In Bezug auf die Centralisation stehen auch die Phanerogamen bekanntlich noch tief unter niederen Thieren, z. B. vielen Coelenteraten; die Arbeitstheilung unter den Zellen, die Gewebedifferenciation, erreicht zwar schliesslich einen sehr bemerkenswerthen Grad, beginnt aber eigentlich erst bei den Archegoniaten (z. B. *Marchantia*) und steht auch bei den complexesten Thallophyten[1]) noch in den Anfängen. In ihr zeigt sich zudem eine der systematischen Höhe nicht correspondirende Einwirkung des Mediums, Wasser oder Land und Luft, wie ein Vergleich eines terrestrischen Pilzes, z. B. einer Phalloidee, mit den höchsten Algen, einer *Lessonia* des Meeres, einer *Chara*, oder der einer Wasserarchegoniate, etwa *Riccia*, aber auch *Pilularia, Salvinia, Lemna* lehrt.

Wenn wir noch unter den Phanerogamen Theilbarkeit und Regenerationsvermögen in grösster Ausdehnung erhalten finden (man denke an *Begonia*),

---

[1]) z. B. *Lessonia*.

so werden wir kaum in dem lockeren, colonieartigen Aufbau der Algen ein Hinderniss sehen können, sie als Metaphyten zu betrachten.

Dafür haben wir bei den Pflanzen ein anderes Kriterium zur Unterscheidung der Protophyten und der Metaphyten, nämlich die Bewegung. Die freie, active Locomotion ist eine primitive Erscheinung, die zwar auch manchen Protophyten verloren geht, so vielen Bacterien, für die Klassen gleichwohl charakteristisch bleibt. Die Metaphyten besitzen sie nur noch in der reproductiven Sphäre als Zoosporen, Planogameten, Spermatozoen.

Nach diesen Gesichtspunkten gilt es nun zu prüfen, welche Pflanzengruppen als Protophyten anzusprechen sind.

Zunächst unbestritten die eigentlichen Flagellaten, welche in *Volvox* ihren Culminationspunkt haben, ebenso die Dinoflagellaten (Peridinales), aber auch die Bacillariales, trotz ihres schon weitgehenden Verlustes der activen Locomotion. Genügt uns doch das Vorkommen einer einzigen Desmidiaceengattung mit freier Bewegung *(Closterium)*, um im Verein mit ihrer hohen Zellenausbildung (cfr. *Micrasterias, Euastrum*) die Zugehörigkeit auch dieser Familie zu den Protophyten zu motiviren. Ihre Stellung ist hier eine ähnliche, wie die der Infusorien unter den Protozoen: hier wie dort die höchste, später nicht mehr erreichte Ausbildung der Einzelzelle, hier zum ersten Mal fast völliger Verlust der Bewegungsfreiheit, typisch für die Pflanzen, dort zum ersten Male lebhafte und zugleich abwechslungsreiche [1]) Beweglichkeit, typisch für die Thiere. — In den fadenförmigen Zygnemaceen und Mesocarpeen haben wir den Uebergang zu den Metaphyten; nur die hohe Complication des assimilatorischen Apparates, welche die Verwandtschaft mit den Desmidiaceen verräth, und hin und wieder vorkommende träge Bewegungen *(Spirogyra)* gemahnen noch an die Protophyten.

Dagegen können wir schon die Protococcales trotz ihrer lockeren Coloniebildung, in welcher die einzelne Zelle vielfach noch den Werth eines freilebenden Individuum besitzt, als Metaphyten bezeichnen, da sie den Schwerpunkt ihres Lebens auf den bewegungslosen Abschnitt verlegt haben; hierzu gesellen sich bald weitere Charactere, welche bei den höheren Algen, ebenso wie bei den Pilzen und den Rhodophyceen, keinen Zweifel mehr an der Metaphytennatur der Reihen zulassen.

Zu den Protophyten gehören auch die Myxothallophyta oder, wie ich sie, um für ihre Umgrenzung freiere Hand zu haben, lieber nennen will: Phytosarcodina. Die niederen Formen sind hier durchweg einzellig, höhere lassen in höchst wunderbaren Aggregationserscheinungen die Vorstufe zu eigentlichen Colonien erkennen, welche für die höchsten, die Myxomyceten, typisch sind. Die Vereinigung so ausserordentlich zahlreicher Individuen, wie sie uns bei den Schleimpilzen begegnen, scheint sofort eine gewisse Arbeitstheilung, oder vielleicht zunächst nur eine Unterdrückung einzelner Individuen zur Folge zu haben; stets aber bleibt die Differenciation schon desshalb auf

[1]) Sehr verschieden von der gleichförmigen Schwärmbewegung der Flagellaten.

einem niedrigen Niveau, weil sie auf die reproductive Sphäre beschränkt ist. Die Phytosarcodina erreichen also die obere Grenze des Protophytenreiches, die sie kaum überschreiten.

Diesen beiden Klassen (Urstämmen) steht in den Schizophyten eine dritte zur Seite. Auch hier beginnt die Reihe mit einzelligen Formen, typischsten Protophyten. Coloniebildung, zuerst lockerster Art (Zoogloeen), dann in fädiger Anordnung der Colonisten, unverzweigt, mit falscher, endlich mit echter Verzweigung, ja in den höchsten Gruppen mit ausgesprochener Arbeitstheilung (Rivulariaceen), zeigen uns etappenweise die weitreichende selbstständige Entwickelung dieser Klasse. Liessen wir nur die an anderen Orten gewonnenen Kriterien gelten, so müssten wir die Schizophyten zum Theil als Protophyten, zum andern Theil als Metaphyten bezeichnen. Aber es

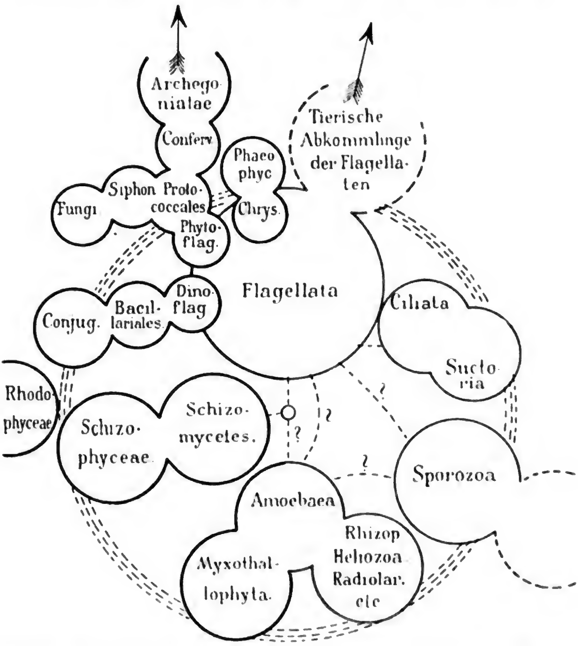


Diagramm des Protisten-Stammbaumes. Die gestrichelte Ringzone bedeutet die Grenze zwischen Protisten und Metabionten.

wäre schwer, die Grenze zu ziehen. Desshalb und weil eine directe Fortsetzung der Schizophyten in höhere Metaphytenreihen uns nicht ersichtlich ist[1]), mag die ganze Klasse, mit Vorbehalten, den Protophyten zugezählt werden.

Das Resultat unserer bisherigen Erwägungen wird in dem vorstehenden Schema zur Anschauung gebracht. Es projicirt, ähnlich einem Diagramm, die Verzweigungen des Stammbaumes. Die gemeinsame Wurzel — wenn eine solche existirt — wäre im Centrum der Anordnung zu denken; rings herum gruppiren sich zunächst die Urstämme, in weiterer Entfernung die abgeleiteten Ordnungen. Als Maass für den radialen Abstand vom Centrum dient die durchschnittliche Entwickelungshöhe; die punktirte Kreiszone — absichtlich wurde nicht eine Kreislinie gewählt — trennt die Metabionten von den Protisten. Offene Kreise kennzeichnen Gruppen mit weiterem Anschluss nach oben; wenn ich solche auch für die Thiere eingezeichnet habe, so bitte ich sie lediglich als persönliche Vermuthungen aufzufassen — ein Urtheil auf diesem Gebiete steht mir nicht zu.

* * *

Bevor wir zu dem speciellen Studium der drei Urstämme des Pflanzenreiches übergehen, wird es doch angezeigt sein, über ihr gegenseitiges Verhältniss noch einige Erwägungen anzustellen. Sind sie unter einander verwandt? Gehen sie auf einen gemeinsamen Urstamm zurück, in welchem dann auch die Anfänge des Thierreiches lägen?

Die Schizophyten berühren sich vielleicht durch Vermittelung der Monadinen mit den Flagellaten, jedenfalls stehen sie tiefer als diese, wie im folgenden Abschnitt ausführlicher dargelegt werden soll. Ein oberflächlicher Vergleich der Organisation der Sarcodinen mit derjenigen der Flagellaten würde uns wohl zu der Annahme führen, dass die ersteren, zu welchen ja auch die Amöben gehören, niedriger stehen als die Flagellaten. Doch können sie gewiss nicht als Vorstufe aufgefasst werden, so sehr es den Anschein hat, dass ihre in der ganzen Körperoberfläche beruhende Locomotion unter der auf bestimmte Ruderorgane localisirten der Flagellaten steht. Mit einem gewissen Misstrauen müssen wir uns auch fragen, ob nicht die landläufige Ansicht über die niedrige Stellung der Amöben wenigstens theilweise eine Nachwirkung der doch als falsch erwiesenen Monerentheorie Häckels ist? Beachtenswerth ist jedenfalls folgendes: nur sehr wenige Flagellaten besitzen ein amöbenähnliches Stadium *(Mastigamoeba, Chrysamoeba)*, sehr viele, vielleicht fast alle Sarcodinen dagegen ein flagellatenähnliches Schwärmstadium, — den Botanikern bekannt namentlich von den Schwärmern der Myxomyceten. Diese Thatsachen sprechen nicht nur für eine Berührung beider Reihen, sondern auch für eine Ableitung der Sarcodinen von flagellatenartigen Urwesen, nicht umgekehrt. Die systematische

[1]) Vgl. hierzu die Bemerkungen (pag. 176) des folgenden Kapitels.

Stellung der Sarcodinen bietet viel Interessantes, wovon in unserem IV. Capitel einige uns näher angehende Punkte berührt werden sollen.

Demnach könnte man wohl einen monophyletischen Ursprung aller Lebewesen vertheidigen. Von den uns bekannten Organismen ständen die Spaltpilze den ersten Schöpfungen am nächsten. Während ihre eigene Hauptreihe sich pflanzenartig entwickelt und mit den Spaltalgen unter Verlust der freien Ortsbewegung ihren Abschluss erreicht (?), spaltet sich ungemein früh von ihnen eine neue Reihe ab, die Flagellaten, zunächst vielleicht nur characterisirt durch eine höhere Specialisirung der Zellentheile, zu welcher sich bald eine Fixirung der Zahl und eine leistungsfähigere Ausbildung der Ruderorgane gesellt.

Die früheste Abzweigung der Flagellaten läge dann in den Sarcodinen, deren Hauptreihe die Zelle in der Richtung auf fortschreitende Grössenzunahme ausbildet. Mit dieser Vergrösserung (— unter den Sarcodinen findet man die grössten überhaupt existirenden Zellen —) mag Hand in Hand gehen, dass ein einziges oder wenige localisirte Ruderorgane unvortheilhaft werden; die Locomotion geht auf das ganze Aussenplasma des Körpers über. Die grösseren Formen brauchen, um den mechanischen Aufgaben, welche ihre Umgebung, das Meer, ihnen stellt, zu genügen, feste Stützen, die in Gestalt von Skeletten (Foraminiferen, Radiolarien) gewonnen werden; die kleineren Süsswasserformen bilden statt dessen Gehäuse *(Arcella, Euglypha)*, die landlebenden Phytosarcodina bauen, soweit sie sich nicht als Endoparasiten des Schutzes einer Wirthpflanze erfreuen, sehr eigenartige Gehäuse (Peridien) und Skelette (Capillitien), welche zugleich in den Dienst der Sporenvertheilung treten.

Die Flagellaten selbst bilden selten Gehäuse *(Chlamydomonas)*, nie Skelette, dafür aber Membranen von hoher und mannigfacher Leistungsfähigkeit. Nimmt die Körpergrösse wesentlich zu, so ist auch hier wieder eine Vergrösserung des locomotorischen Apparates geboten, welche aber nun — im Gegensatz zu den Sarcodinen — in einer Vermehrung der Ruderorgane besteht: hierdurch sind die Ciliaten gekennzeichnet. In dieser Reihe führt festsitzende Lebensweise, Coloniebildung wieder zum Verlust der locomotorischen Organellen, während die nutritiven eine correlative Steigerung erfahren: Acineta-Suctoria. Doch allen thierischen Abkömmlingen der Flagellaten bleibt die Fähigkeit der Metabolie, der Contraction des Körpers selbst und seiner Theile; primitive mechanische Structuren im Zellenleib (Myoneme) lassen die Muskelfasern der Metabionten vorahnen; eine plastische Aussenmembran folgt den inneren Bewegungen des Körpers.

Anders bei den pflanzlichen Abkömmlingen der Flagellaten. Ihnen fehlt die rasche Fortbewegung, die Flucht, darum brauchen sie festere Hüllen. Die Membran verstärkt sich durch Einlagerungen (Kieselsäure, Cellulose) und erlangt erst bei höheren Formen wieder eine gewisse Plasticität, wie sie zur Ausführung geotropischer und ähnlicher Krümmungen erforderlich

ist. Das frei bewegliche Leben wird in immer kürzere Phasen eingeengt, die Fortbewegung selbst tritt ausschliesslich in den Dienst der Fortpflanzung, um endlich, in den Phanerogamen, völlig zu erlöschen.

Die Angliederung der Sporozoa an den gemeinsamen Stamm der organischen Welt mag der Zoologie überlassen bleiben. An Fingerzeigen, welche zu den Sarcodinen und Flagellaten weisen, fehlt es auch hier nicht.

III. Die Schizophytenreihe.

Die Angaben über die Organisation der Schizophyten lauten zur Zeit noch ungemein widersprechend. Das kann uns hinsichtlich der Bacterien kaum Wunder nehmen; diese Organismen sind ja fast ausnahmslos so klein, dass sich die Einzelheiten ihres inneren Baues auch mit unseren besten Mikroskopen nicht in wünschenswerther Deutlichkeit erkennen lassen; bezüglich der sehr viel grösseren Zellen der Spaltalgen bestehen jedoch Controversen ähnlicher Art.

Der Mehrzahl der Botaniker gilt es als ausgemachte Sache, dass die Schizophyten von allen Pflanzen die einfachste Organisation besitzen und dass sie somit an den Anfang des Systems zu stellen sind. Diese Auffassung hat Ferdinand Cohn[1]) zuerst vertreten und namentlich betont, dass die sog. Spaltpilze (Schizomycetes oder Bacteria) nichts mit den echten Pilzen (Fungi) zu thun haben, sondern sich nur an die sog. Spaltalgen angliedern, welche ihrerseits nach Cohn's Meinung engere Beziehungen zu den echten Algen haben. Zopf bestritt später auch diesen Zusammenhang der Schizophyten mit den übrigen Pflanzen, und de Bary schloss sich seiner Meinung an, dass die Spaltpflanzen sehr isolirt im System stehen. Nach ihm[2]) „würde die Stellung der Bacteriengruppe im Gesammtsystem bestimmt sein, als die eines an Flagellaten als allgemeine Anfangs- und Ausgangsgruppe der Organismen anschliessenden, der Algen- oder Mycetozoenreihe zu coordinirenden Stammes. Die Beziehungen zwischen endosporen und arthrosporen Bacterien und besonders zwischen den letzteren und

[1]) F. Cohn, Untersuchungen über Bacterien. Beitr. zur Biologie der Pflanzen. I. 1875.

[2]) A. de Bary, Vergleichende Morphologie und Biol. der Pilze, Mycetozoen und Bacterien, 1884, pag. 514.

Nostocaceen bleiben hierdurch unberührt, und es kann auch nicht bezweifelt werden, dass die Chlorophyll und Phycochrom führenden Nostocaceen den Flagellaten jedenfalls ferner stehen, als die ihnen verwandten Beggiatoen . . ., dass sie also das obere, von dem praesumptiven Ausgangspunkte entferntere Ende der Gesammtreihe darstellen, welche den Namen Schizophyten erhalten hat."

Wenn nach dieser Ueberlegung die Bacterien noch nicht eigentlich an den Anfang des Systems gestellt wurden, so lag der Grund offenbar darin, dass man sich Lebewesen, welche zu ihrer Ernährung vorgebildeter organischer Substanz bedürfen, nicht als erste Bewohner der Erde denken konnte. Nun hat sich aber im Laufe der letzten zwanzig Jahre gezeigt, dass es auch autotrophe, d. h. in ihrer Ernährung nur auf anorganische Verbindungen angewiesene Bacterien giebt. Ein Grund, die Schizophytenreihe von den autotrophen Flagellaten herzuleiten, liegt also in dieser Richtung nicht mehr vor.

Vielfach gingen die Ansichten über Eigenthümlichkeit und Selbständigkeit der Bacterien den anderen Pflanzen gegenüber noch viel weiter. Sie sollten zur Urzeugung, zu beliebiger Transformation oder doch zu einem verwirrenden Pleomorphismus befähigt sein, nicht, wie Pflanzen und Thiere, Species bilden und ähnliches; es genügt, an die Arbeiten von Nägeli, Billroth, Hallier und Zopf zu erinnern, welche einer exacteren Forschung und besseren Untersuchungsmethoden nicht Stand hielten.

Auf der anderen Seite fehlt es auch nicht an Autoren, welche in dem, was wir über die Bacterien wissen, gar keine Schwierigkeit sehen, diese Organismen in das Pilzsystem einzureihen. Schon vor längerer Zeit machte Brefeld auf einige zwischen den Bacterien und den echten Pilzen bestehende Uebereinstimmungen aufmerksam [1]) und deutete hierbei eine Auffassung der Sporenbildung bei den Bacterien an, die wir für sehr glücklich halten und unten genauer zu erörtern haben werden. Brefeld vermeidet es jedoch, sich bestimmt für eine Einreihung der Bacterien in das Pilzsystem auszusprechen. Zum Vertreter dieser Ansicht hat sich neuerdings Arthur Meyer gemacht. Auf Grund zweier sehr sorgfältig ausgeführter Untersuchungen [2]) und indem er auch sein Material in sehr loyaler Weise zu Nachprüfungen zur Verfügung stellt, plaidirt A. Meyer für die Versetzung der Spaltpilze zu den Ascomyceten, wo sie zwischen den Hemiasci und Euasci ihren Platz finden sollen.

Ob die Bacterien die niedrigsten Vertreter einer primitiven Reihe des Pflanzenreiches, oder ob sie infolge ihrer Lebensweise reducirte Angehörige

[1]) O. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mykologie. VIII. 1889.

[2]) A. Meyer, Studien über die Morph. u. Entwickelungsgesch. der Bacterien etc. Flora 84. 1897.

Derselbe, Ueber Geisseln, Reservestoffe, Kerne und Sporenbildung der Bacterien. Flora 86. 1899.

einer der höchsten Thallophytengruppen sind, hierüber werden wir unbedingt eine Entscheidung zu suchen haben. Hierbei dürfen wir uns aber nicht in erster Linie auf die Organisation der Bacterien stützen, weil, wie gesagt, über diese noch keine Uebereinstimmung herrscht. In dieser Beziehung wird die Zukunft gewiss grössere Klarheit bringen. Auch nach unserer heutigen Kenntniss von den Bacterien sind wir schon in der Lage, ihren systematischen Ort zu bestimmen, nur müssen wir nicht an der Deutung einzelner Präparate, und seien sie auch mit noch so subtilen Methoden hergestellt, kleben, sondern das Problem mit freierem und weiterem Blick ins Auge fassen.

Mir erscheint die Einreihung der Bacterien in das Pilzsystem als ein vollkommenes Unding, und zwar aus folgenden Gründen.

Offenbar sind es nur die Endosporen der Bacterien, welche A. Meyer veranlassen, der Familie ihren Ort bei den Ascomyceten anzuweisen. Nun wird die Bildung der Ascosporen von den sorgfältigsten Untersuchern sehr wesentlich anders beschrieben, als die der Bacteriensporen. Arthur Meyer macht gar keinen Versuch, die Befunde mit einander in Einklang zu bringen. Auch macht es ihn nicht stutzig, dass doch nur ein kleiner Theil der Bacterien, soweit wir wissen, Endosporen besitzt. Gewiss werden solche bei fortgesetztem Studium noch bei manchen Arten gefunden werden. Aber das dürfen wir doch nicht übersehen, dass alle bisher sicher constatirten Fälle von Endosporenbildung Angehörige von nur zwei der fünf Bacterienfamilien betreffen, die Bacteriaceen und die Spirillaceen. Die übrigen mögen die Fähigkeit zur Bildung von Endosporen verloren haben, wie auch die Blaualgen. Ist also die Sporenbildung das Bindeglied zwischen Bacterien und Ascomyceten, so entfernen sich die höheren Schizophyta sehr von ihren Reihengenossen.

A. Meyer will freilich die Verwandtschaft der Spaltalgen mit den Spaltpilzen nicht gelten lassen, ohne, soweit ich sehe, für diese Meinung, mit welcher er wohl sehr allein stehen dürfte, Gründe beizubringen. In der That wäre es auch sehr unwahrscheinlich, wenn er annehmen wollte, dass die Spaltalgen mit ihrer autotrophen Lebensweise Abkömmlinge von Pilzen seien. Umgekehrt sind auch die Ascomyceten schwerlich Abkömmlinge der Schizophyceen.

Aber ausschlaggebend erscheint mir von anderen Thatsachen, die erst später erörtert werden sollen, abgesehen, das Eine, dass der Klasse der Bacterien freie Ortsbewegung zukommt, den Ascomyceten nicht. Freibewegliche Zellen haben wir zwar genug im Pflanzenreich, aber freibewegliche Individuen, nicht bloss Jugendformen (Schwärmsporen, Gameten) weiterentwickelungsfähiger Pflanzen giebt es nur unter den niedersten, den Protophyten. Die Ascomyceten sind dagegen Metaphyten und sogar hochentwickelte. Schon ihre muthmasslichen Vorfahren, die Mucorineen, hatten jede freie Eigenbewegung verloren.

Das Vermögen freier Ortsbewegung ist aber eine primitive

Eigenschaft der Lebewesen, welche den Metaphyten — bei den höheren Formen auf ganz bestimmte Zellen eingeengt — bis zu einem bestimmten Grade erhalten bleibt. Einmal erloschen, tritt sie niemals wieder auf.

* * *

Der Gründe, welche uns veranlassen müssen, die Bacterien als die niedrigsten Lebewesen an den Anfang des genetischen Systems zu stellen, giebt es eine grosse Anzahl. Nach dem heutigen Material an positiven Feststellungen über Bau und Leben der Bacterien wird zwar vielleicht kein einziger dieser Gründe als für sich allein beweisend angesehen werden können; in ihrer Totalität ergeben sie aber eine erdrückende Beweiskraft.

Die Discussionen über eine Hauptfrage bezüglich der Organisation der Schizophyten sind noch nicht geschlossen, wenn auch anscheinend schon entschieden. Haben die Zellen der Spaltpflanzen echte Kerne, wie die aller übrigen Pflanzen und Thiere? Es giebt bekanntlich eine ganze Litteratur über diese Frage. Die älteren Autoren haben sie vielfach bejaht, neuere und auch bessere Untersuchungsmethoden haben aber meist ein negatives Resultat erbracht. Nur einige, mit besonders für unsere Objecte ausgedachten Färbungen gewonnene Bilder stehen noch ernstlich in Discussion.

Die Meinungen wurden zeitweilig durch eine Anschauungsweise irregeleitet, welche an sich interessant genug ist, um hier kurz erwähnt zu werden.

Als man erkannt hatte, dass die Zellen der höheren Pflanzen aus autonomen Componenten — Cytoplast, Chromoplasten, Zellkern — zusammengesetzt sind, erschien es wahrscheinlich, dass man Organismen niederer Art finden würde, deren Zellen einfacheren Aufbau zeigten. Solche Lebewesen waren Häckel's Moneren (1870), welche nur aus Plasma (Sarcode) bestehen, also kernlos sein sollten. Die Entdeckung war freilich recht unglücklich, denn gerade bei vielen Moneren ist der Zellkern besonders leicht am lebenden Individuum zu erkennen, freilich nicht als solider Körper, wie man ihn vielleicht zu finden erwartet hatte, sondern scheinbar als ein Bläschen, in dessen Mitte meist ein grosser Nucleolus suspendirt ist. Mittlerweile bildete sich die Meinung, dass der Zellkern der wichtigste Bestandtheil der Zelle sei. Nun erschien es wahrscheinlich, dass die Vorstufen der höheren Zellen aus einem Zellkern ohne Zellplasma — nicht umgekehrt — bestehen würden. Und diese Erwartung wurde bestätigt gefunden: an den Bacterien. Ihre Zellen sollten, wie auch vorschnell aus Färbungsversuchen geschlossen wurde [1]), Kernnatur haben, vielleicht mit Aus-

[1]) Hüppe, Fortschritte der Medicin III, 1885, No. 19; Derselbe, Formen der Bacterien 1886; Klebs, in: Allgemeine Pathologie Bd. I, pag. 75, 1887 (citirt nach W. Migula, System der Bacterien I).

nahme schmaler Kappen an den Enden der Stäbchen[1]). Als später das unten zu erwähnende extracapsuläre Plasma gefunden wurde, schien sich eine neue Bestätigung für die inzwischen schon in Misskredit gelangte Theorie zu ergeben; danach wäre der uns gewöhnlich zur Beobachtung kommende Bacterienkörper ein Kern, die Wand wäre die besonders feste Kernmembran, das Aussenplasma mit den Cilien, beide ohne besondere Präparation nicht sichtbar, entsprächen dem Cytoplasten.

Gegen die Kerntheorie wurde grobes Geschütz aufgefahren. Die Bedeutung künstlicher Färbungen für den Nachweis der Zellkerne wurde bestritten[2]). Es wurde gezeigt, dass der Körper der Bacterien sich plasmolysiren lasse[3]), und daraus wurde geschlossen, dass er eine Zelle im gewöhnlichen Sinne darstelle, mit Unrecht, denn auch ein Kern kann plasmolytische Contractionen zeigen. Aber es ergab sich doch die völlige Haltlosigkeit dieser Kerntheorie. Das intracapsuläre oder Binnenplasma, d. h. der Inhalt der ohne weitere Präparation sichtbaren Membran der Bacterien, erwies sich bei genauerem Studium, namentlich auch bei Berücksichtigung der Erscheinungen der Ernährung (Speicherung), der Theilung und der Sporenbildung ganz unzweifelhaft als Zelle (oder als Theil einer solchen), nicht als Kern.

Eine Reihe von Untersuchern glaubt aber innerhalb des Binnenplasmas einzelner Bacterienarten Kerne gefunden zu haben. Anscheinend handelt es sich in manchen Fällen um Verwechslungen des Kerns mit Sporenanlagen, Reservestoffkörnern oder sogar körnigen Niederschlägen, welche erst durch die Präparation entstanden waren; doch wäre es gewiss ungerecht, solche Täuschungen überall vorauszusetzen. Andererseits ist aber zu betonen, dass der Nachweis der Kernnatur der fraglichen Körper nirgends befriedigend erbracht ist, ja, dass vielfach sogar das ständige Vorkommen sowie die Vermehrung durch Zweitheilung dieser muthmasslichen Kerne stark angezweifelt werden muss[4]). Mehr als die Möglichkeit, dass die Bacterien Chromatinkörner, d. h. nucleinhaltige Zellbestandtheile führen können, darf man heute nicht zugeben.

Anscheinend bieten gerade die Bacterien der Kernuntersuchung ganz besondere Schwierigkeiten, welche schon aus der geringen Grösse der Objecte und ihrer stark ausgesprochenen diffusen Färbbarkeit resultiren. Wir werden aber Anhaltspunkte für die Beurtheilung der Bacterienorganisation von ihren grösseren Verwandten, den Cyanophyceen, erwarten dürfen. Bezüglich des Zellenbaues dieser ist freilich auch noch nicht völliger Einklang erzielt

---

[1]) Bütschli, Ueber den Bau der Bacterien und verwandter Organismen. 1890.

[2]) Alfred Fischer, Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bacterien; Jena 1897.

[3]) Alfred Fischer, Untersuchungen über Bacterien, Pringsheims Jahrbücher 37, 1894.

[4]) W. Migula, Weitere Untersuchungen über *Astasia asterophora* A. Meyer, Flora 85, 1898.

worden. Doch scheint soviel wohl gesichert, dass die Cyanophyceenzelle innerhalb der Membran stets aus einem äusseren gefärbten und einem inneren ungefärbten Theil besteht, dieser letztere aber, Centralkörper oder Centraltheil genannt, weder als Ganzes einen Kern darstellt, noch in sich distincte, dauernd und allgemein anwesende Körper umschliesst, welche als Kerne gedeutet werden müssten. In oder vielmehr wohl aussen an dem Centralkörper sind Gebilde (Centralkörner, Schleimkugeln der Autoren) nachgewiesen, welche wahrscheinlich nucleinhaltig sind, also einen für die Zellkerne characteristischen Stoff führen, selbst aber bei ihrem unregelmässigen Vorkommen, ihrer wechselnden Zahl etc. als echte Zellkerne nicht angesehen werden können [1]).

Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse müssen wir also sagen, dass den Zellen der Schizophyten das Nuclein, ein, vielleicht der Hauptbestandtheil der Zellkerne, nicht zu fehlen scheint, dass ihr Nuclein dagegen nicht in besonderen morphologischen Gebilden mit autonomer Vermehrung, d. h. Zellkernen, liegt. Nach unserer Auffassung hat die Schizophytenzelle noch nicht die Differenciation in Cytoplasma und Kern erreicht.

* * *

Ob im Uebrigen, abgesehen von dem Kern, der Protoplasmaleib der Bacterien völlig mit dem Cytoplasten anderer Zellen übereinstimmt, wissen wir nicht. Die älteren Autoren beschrieben meist die Bacterienzelle als homogen; unsere besseren Mikroskope und Untersuchungsmethoden haben uns jedoch auch hier Vacuolen und Microsomen in weiter Verbreitung gezeigt, desgleichen die Speicherung fester und wohl auch gelöster Reservestoffe. Diese, wie auch die Pigmente, sind bei den Stäbchen- und Schraubenbacterien gleichmässig durch die ganze Zelle vertheilt. Freilich fand Bütschli, dass der rothe Farbstoff von *Pseudomonas (Chromatium) Okeni* nur eine äussere Plasmaschicht dieses Organismus durchtränke und das mittelständige Plasma freilasse, doch konnte A. Fischer diese Angabe keineswegs bestätigen [2]). Hat sich auch Bütschli's Lehre über den Bau des Bacterienleibes (Kernnatur desselben) nicht halten lassen, haben wir ferner unten ein Fragezeichen zu seiner Angabe über das Chlorophyll-Vorkommen bei den Purpurbacterien zu setzen, so gewinnt es fast den Anschein, als habe sich der Autor bei seinen Untersuchungen über die Organisation der Bacterien allzusehr durch theoretische Auffassungen leiten lassen; die Bacteriologie hätte von ihm, dem die Protistenkunde so ausserordentlich viel verdankt, eine an dauernden Erfolgen reichere Mitarbeit erhoffen dürfen. — Allerdings lag, für Bütschli

[1]) E. Zacharias, Ueber die Cyanophyceen. Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften, Hamburg 1900.

[2]) A. Fischer, Untersuchungen über Cyanophyceen und Bacterien, Jena 1897. pag. 83.

wie für Andere, der Vergleich der Bacterienzelle mit derjenigen der Cyanophycee nahe. Bei letzterer finden wir wirklich zwei Pigmente, und beide haben ihren Platz im äusseren Plasma, wie es Bütschli für *Chromatium* beschrieben hat. Dass diese gefärbte Rindenschicht der Cyanophyceenzellen den Sitz der Assimilation darstellt, kann wohl nicht bezweifelt werden. Wenn aber A. Fischer die Rindenschicht für ein echtes Chromatophor, also für einen distincten, autonomen im Plasma liegenden Bestandtheil der Zelle ansicht, so müssen wir dagegen auf die von Zacharias[1]) geltend gemachten, noch unbehobenen Bedenken hinweisen.

Nach dem Stand unseres Wissens dürfen wir annehmen, dass die Zellen der Schizophyten in ihrem Bau zwar nicht principiell von denjenigen der übrigen Lebewesen verschieden sind, dass aber die Function der Assimilation bei den Bacterien — wo hier eine solche vorkommt — von dem ganzen Protoplasma, bei den Spaltalgen von dem Aussenplasma (Rindenschicht) erfüllt wird. Autonome Chromatophoren, die im Plasma, rings von diesem umgeben, liegen, kennen wir für die Schizophyten nicht. Nach unserer Auffassung stehen diese Organismen auch in dieser Richtung unter allen übrigen autotrophen Lebewesen, deren Zellen durch die Bildung echter Chromatophoren einen höheren Grad von Arbeitstheilung und Differenciation aufweisen.

Die Bacterien, deren ganzer Plasmaleib die Assimilation zu bewirken hat, stehen unzweifelhaft niedriger, als die Blaualgen, bei welchen doch ein centraler Plasmatheil von dieser Function befreit bleibt. Zwischen beiden Gruppen giebt es vielleicht Zwischenstufen.

* * *

Wenn wir die Zellen aller höheren Pflanzen fast durchweg — nur Keimzellen machen eine Ausnahme — ihre im Moment des Entstehens aus Eiweisskörpern gebildete Membran durch Einlagerung von Cellulose verstärken sehen, wenn wir unter den niederen Pflanzen (Algen und Pilzen) den Bau von Cellulosewänden in schwächerem Maasse oder in characteristischen Modificationen finden, so müssen wir die Pflanzen, welche ihre Wände nur aus Eiweiss bauen, wohl für die tiefststehenden ansehen: die Bacterien. Sie nähern sich in diesem Merkmal der von den Pflanzen divergirenden Thierreihe, bei welcher Cellulosewände nicht als regelmässige, sondern als sprungweise vorkommende Erscheinung (Tunicaten) vorliegen. Dass die Umkleidung mit einer Cellulosewand nicht zu den ursprünglichen Characteren der Zelle gehört, ist seit Mohls Tagen oft genug wiederholt und doch nicht selten vergessen worden.

Aber bestehen denn die Wände der Bacterien wirklich nicht aus Cellulose? Durch alle Lehrbücher zieht sich eine alte Angabe (von Pockels 1848),

[1]) E. Zacharias, l. c.

dass die Wand von *Sarcina ventriculi* Cellulose-Reaction gebe, und bis in die letzten Jahre wurde die Auffindung der Cellulose in Bacterien mehrfach erwähnt. Wenn wir aber diese Angaben, welche Migula [1]) zusammengestellt hat, durchmustern, so ergiebt sich, dass einmal in keinem Falle der Beweis für das Vorkommen von Cellulose einwandfrei erbracht ist, ja, dass es nicht einmal immer sicher ist, dass auch nur ein Kohlehydrat vorgelegen hat, und dass andererseits das Vorkommen der muthmasslichen Cellulose (wenn nicht vielmehr Granulose) in deutlicher Abhängigkeit von den Ernährungsbedingungen stand. Das Kohlehydrat kann ausser in der Membran (*Sarcina ventriculi*), auch im Zellinhalt (Granulobacter-Arten) oder in der Gallerthülle (*Streptococcus mesenterioides*) untergebracht sein. Nicht für einen einzigen Fall ist es erwiesen oder auch nur leidlich wahrscheinlich gemacht, dass die Festigkeit der Bacterienmembran durch Einlagerung von Cellulose oder einer verwandten Substanz erhöht werde. Vielmehr spricht alles dafür, dass die Kohlehydrate für die Bacterien nur Speicherstoffe darstellen, die bei besonderer, d. h. wohl besonders geeigneter Ernährung in bedeutenden Mengen im Körper der Spaltpilze abgelagert werden, in anderen Fällen aber vollständig verschwinden.

Dieser Thatbestand giebt uns zu einigen Vermuthungen Anlass. Bestimmte Kohlehydrate, so will es uns scheinen, sind zunächst in den Leib der Pflanzen als der Ernährung dienende Speicherstoffe aufgenommen worden. Ihre Lage in der Zelle war nicht von vornherein auf die Membran beschränkt, aber grade hier leisteten sie der Pflanze einen unerwarteten Dienst: sie gaben der Wand grössere Festigkeit, freilich auch grössere Starrheit. Das Kohlehydrat, anfangs noch nicht reine Cellulose (Pilze) oder nur zeitweilig abgelagert (Volvocaceen), wird mehr und mehr zum hauptsächlichsten Bestandtheil der Wand, die jedoch immer ein Fundament von Eiweisskörpern behält. Die starren Cellulosewände prägen der Pflanzenzelle, den Pflanzen selbst ihren Charakter auf: Metabolie und freie Ortsbewegung müssen nun fallen, dafür aber ist das zellige Skelett möglich geworden, das mehr als irgend etwas anderes die Pflanze vom Thier unterscheidet. Die ersten Anfänge dieser merkwürdigen Erscheinung liegen schon bei den Bacterien. Aber auch hochorganisirte Pflanzen, die Palmen beispielsweise und selbst noch die Leguminosen, benutzen Cellulose als Reservestoff; doch vermögen sie dieselbe nur in Form von Wandschichten zu speichern, während *Oedogonium* aus ihr für den bevorstehenden Bedarf Ringe baut und bei den Pilzen Cellulose-Körner auch im Cytoplasma liegen können (Saprolegnieen).

Interessant wäre es, genaueres über den Bau der Wand bei den Cyanophyceen zu erfahren. Aber die mir bekannt gewordenen Angaben über denselben gestatten mir noch kein Urtheil. Es scheint, als ob die Oscillarien in einer Eiweisswand ein netzförmiges Celluloseskelett besitzen, doch sagen

[1]) W. Migula, System der Bacterien I, pag. 62, 1897.

die Autoren über die Vertheilungen der Stoffe in der Wand bei den beweglichen Oscillarien ebensowenig bestimmtes aus, wie über die gleichfalls sehr merkwürdige Structur der Wand bei den Chroococcaceen [1]).

* * *

Eine jede Zellwand wird man als Bildung des lebenden Eiweisses auffassen müssen, gleichgültig, ob wir es ersichtlich mit einer Differencirung der äusseren Plasmaschichten zu thun haben, oder mit einer serösen Abscheidung oder endlich nur mit einer aus Fremdkörpern zusammengekitteten Schale, wie etwa bei *Difflugia* unter den Sarcodinen. Eine jede echte Zellwand ist im Inneren eines lebenden Protoplasten entstanden. Sehen wir nun bei den Zellen der Thiere die active Beweglichkeit in der Peripherie der Cytoplasten localisirt, sehen wir die Pflanzenzelle in ein selbstgebildetes, scheinbar todtes Gehäuse eingeschlossen, so werden beide Erscheinungen, Endglieder divergirender Reihen, erst durch das Verhalten des Bindegliedes, d. h. der gemeinsamen Vorstufe, voll verständlich. Und hier wieder giebt uns das Studium der ersten Familiengruppe des genetischen Systems, der Bacterien, den Ariadnefaden an die Hand.

Es versteht sich eigentlich von selbst, dass der Sitz der locomotorischen Function in den äussersten Theilen des Zellenleibes liegen muss, die ja allein mit dem Medium, dem Wasser, in directe Berührung kommen. Aber feine Structuren, wie sie doch gewiss zum Aufbau der Ruderorgane erforderlich sind, müssen an der Körperperipherie gefährdet sein. Je mehr der Bewegungsapparat ins Innere des Körpers hinein verlegt werden kann, um so vortheilhafter. Der Schraubendampfer, dessen Propeller im eigenen Kielwasser des Schiffes arbeiten, erscheint uns den schlagenden Wellen wie den Klippen gegenüber als eine viel sicherere Construction, als der Raddampfer mit seinem seitlich weit und exponirt ausladenden Bewegungsapparat.

Die locomotorischen Organellen der Bacterien, die Geisseln, gehören einem ausserhalb der Membran gelegenen Theil des Plasmaleibes an. Bald als zarter Saum, bald in kräftigerer Ausbildung umhüllt „extracapsuläres" Protoplasma die Eiweissmembran der Bacterien, und dies äussere Plasma bildet in den schlagenden Cilien den Ruderapparat. Derselbe ist keine persistente Schöpfung, wie die Cilien der Flagellaten, die nur bei der Cystenbildung eingezogen werden; er wird vielmehr von den meisten Arten überhaupt bloss zeitweilig, ja von vielen nur auf bestimmten Substraten gebildet; er ist auch sehr verletzlich und kann leicht verloren gehen und neu gebildet werden.

Der Geisselapparat der Bacterien ist in hohem Grade unabhängig von dem intracapsulären Plasma. A. Fischer fand plasmolysirte Bacterien noch

[1]) R. Kolkwitz, Ueber die Krümmungen der Oscillariaceen, Berichte d. D. Bot. Gesellsch. 1896, sowie die Arbeit des gleichen Autors, ibidem 1897, und diejenige von C. Correns ebenda 1897.

lebhaft beweglich. Leitet man die einfach gebauten Bacterien, wie es noch viele Forscher thun, von den complicirt organisirten Flagellaten ab, so muss man postuliren, dass die Geisseln aus dem Binnenplasma entspringen und die Wand (Kapsel) durchsetzen. Das ist aber nicht der Fall. **Fischer** hat geglaubt, dass man an plasmolysirten und noch beweglichen Bacterien wenigstens Protoplasmareste am Fuss der Cilien innen in der Membran finden müsste; er hat sie aber nicht nachweisen können [1]).

Leitet man umgekehrt und, wie wir glauben, allein richtig, die Flagellaten von den Bacterien ab, so sehen wir in der höheren Klasse die Ruder mit ihrem wichtigen Basalstück in den Schutz der Membran einbezogen und nun auch besser und resistenter gebaut, geringer an Zahl und von längerwährender Function. Besondere Theile der Zelle übernehmen bald ihre Bildung (Blepharoblasten), später erhalten sie eigene kinetische Regulirapparate (Basalkörper). Namentlich im Thierreich erfahren sie eine hohe Ausbildung, und wenn sie den massig gewordenen Körper der Metazoen nicht mehr von der Stelle bewegen können, so vermögen sie doch dem Organismus einen wichtigen Dienst zu leisten, indem sie den Nahrungsstrom durch die Körperhöhlen bewegen (Flimmerepithel).

Der lebende Körper der niederen Bacterien steht noch in directer Berührung mit dem Medium; ihre Membran ist nicht ein Hülle, sondern ein peripher gelagertes Skelett. Es ist gut, dies auch in den Namen zum Ausdruck zu bringen: die Bacterienmembran mag als Kapsel bezeichnet werden, wie das innere Skelett der Radiolarien als Centralkapsel angesprochen wird. — Aber schon bei den höheren Familien der Bacterien sehen wir die Organisation modificirt: die Chlamydobacterien bilden schon wirkliche Hüllmembranen statt der Stützmembran, und nur ihre Schwärmer sind auf die Kapsel angewiesen; bei den Beggiatoaceen, den Cyanophyceen und herauf bis zu den höchsten Pflanzen sehen wir die Kapsel immer mehr zur Zellhülle werden, sehen wir das lebende Plasma sich immer mehr von der Peripherie seines Reiches zurückziehen, das endlich von einer todten Mauer aus Cellulose rings umwallt wird. Nur tief im Schooss der Metaphyten, im Meristem der Knospe, finden wir die jungen eben durch Theilung isolirten Zellen noch durch eine Wand aus lebendem Eiweis (Zellplatte) getrennt, in welche sich sofort Cellulose einlagert.

Solche innere Skelette von Zellen, wie die niederen Bacterien sie besitzen, giebt es zwar unter den echten Pflanzen nirgends wieder, wohl aber unter den niederen Thieren. Namentlich sind es hier die Sarcodinen mit den Ordnungen der Foraminiferen und der Radiolarien (Acantharien), welche die klassischen Beispiele für innere Zellenskelette abgeben. Aber diese Formen stehen den Bacterien ersichtlich fern, und von den Spongien, welche ihre Zellen gleichfalls durch innere Skelette, meist von Nadel- und Ankerform,

[1]) A. Fischer l. c. pag. 38—48 und 128.

stützen, gilt dies noch viel mehr. Doch einige an der Schwelle des Pflanzenreiches stehende Organismen, Phytoflagellaten, können zum Vergleich herangezogen werden. Hier ist namentlich *Chrysamoeba radians* bemerkenswerth, welche gewöhnlich, mit einer Cilie rudernd, im Wasser schwimmt. Sie ist aber auch befähigt, einen grossen Theil ihres Plasmaleibes nach aussen vortreten zu lassen. Derselbe umgiebt dann die Hülle allseitig und strahlt in lange spitze Pseudopodien (Filopodien) aus, mit welchen der Organismus nach Amöbenart kriechen kann. Dass wir es gleichwohl mit einem echten Flagellaten zu thun haben, lehrt die persistirende Geissel. *Chrysamoeba* und einige ihrer Verwandten sind übrigens auch für die Auffassung der systematischen Stellung der Sarcodinen zu den Flagellaten wichtig.

Wenn auch über den Bewegungsmechanismus der Beggiatoen und Oscillarien leider noch wenig Sicheres bekannt ist, so scheinen doch die Beobachtungen wenigstens das Eine deutlich zu ergeben, dass hier die Membran in weiter Ausdehnung oder durchweg für die bewegenden Theile, seien es plasmatische Bildungen oder nur Schleim, durchgängig ist. Die Zellen erscheinen daher nicht so hermetisch umhüllt, wie diejenigen der Flagellaten, welche nur den Cilien (— und zum Theil auch der festen Nahrung —) noch den Durchtritt nach aussen gestatten. Die Abkömmlinge der Flagellaten im Pflanzenreich (Chlorophyceen etc., Phaeophyceen) besitzen dauernd geschlossene Membranen, die selten und nur zu Zwecken der Fortpflanzung vorübergehend eröffnet werden (Beispiele: Oogonien von *Oedogonium*, Spitze des Pollenschlauches bei den Phanerogamen).

Ein Wort der Klarstellung bedarf noch das Verhältniss des extracapsulären Plasmas der Bacterien zu deren Gallerthüllen. Selbstverständlich sind beide streng zu unterscheiden, wenn auch ihr gesonderter Nachweis durch Färbemittel schwer, ja vielfach unmöglich sein wird. Die Gallerthüllen sind in ihrer Bildung abhängig von der Ernährung, also keine persistenten Theile des Bacterienkörpers; sie sind oft der Ort der Ablagerung für Kohlehydrate *(Leuconostoc)*, wahrscheinlich Speicher; in anderen Fällen ist die Gallert gewiss ein Degenerationsproduct und als solches der Zelle vielleicht noch als Hülle von Nutzen. — Der Bewegungsapparat der Bacterien gehört aber einem besonderen morphologischen Glied der Zellen an, dem extracapsulären Plasma. Ohne Verbindung mit lebendem Plasma sind die Cilien der Bacterien wie die der Flagellaten, Ciliaten u. s. w. nur noch zu zuckenden Bewegungen befähigt; sie sterben, losgelöst, bald ab [1]). Sehen wir dagegen plasmolysirte Bacterien ruhig weiter rudern, ohne dass eine Verbindung zwischen ihren Geisseln und dem contrahirten Binnenplasma besteht, so ist das nach aller Erfahrung ein sicherer Hinweis auf das Vorhandensein von lebendem Aussenplasma, in welchem die Cilien wurzeln.

Wir resumiren. Die äussere und innere Morphologie lässt die Schizophyten

---

[1]) A. Fischer l. c. pag. 87 ff.

als niedrigste Lebewesen in einen gewissen Gegensatz zu den höheren Pflanzen wie den Thieren treten. Die Eigenschaften der Zellen dieser finden sich in denjenigen der Schizophyten nur angedeutet.

Im Besonderen stehen die Bacterien in ihrem Zellenbau erheblich niedriger und den Thieren näher als die Cyanophyceen, welche schon die Charactere der Pflanzen deutlicher erkennen lassen.

* * *

Wie die Morphologie, so giebt uns auch die Physiologie gute Handhaben, die Stellung der Schizophyten im System zu bestimmen.

So lange man von der Voraussetzung ausging, dass alle Production organischer Substanz auf die Sonne als Energiequelle angewiesen sei, war es selbstverständlich, dass man als erste Bewohner unserer Erde nur solche Lebewesen vermuthen konnte, welche vermittels eines geeigneten Pigmentes zur photosynthetischen Assimilation der atmosphärischen Kohlensäure befähigt waren, also etwa Grünalgen. Man hatte dann die chlorophylllosen Pflanzen von jenen abzuleiten, so auch die Bacterien, welche somit reducirte, nicht primitive Formen wären. Der Act der Assimilation mittels des Chlorophylls erschien dementsprechend als Grundbedingung des organischen Lebens überhaupt auf unserer Erde.

Diese Anschauung hat durch Winogradskys geniale Arbeiten einen grunderschütternden Stoss erhalten. Auf empirischem Wege hat er gezeigt, dass ein aus millionenfacher Beobachtung abgeleiteter Satz gleichwohl in seiner Verallgemeinerung falsch ist. Nach seiner Beseitigung wird uns erst eine befriedigende Auffassung der niederen Lebewesen möglich.

Scheint es uns schon einerseits wenig plausibel, dass sich die tiefe Organisationsstufe der Schizophyten von der viel höheren der grünen Algen oder der, wie die meisten Bacterien, parasitisch oder saprophytisch lebenden Pilze ableitet, so müsste es für uns andererseits eine Art Genugthuung sein, wenn wir eine wirkliche Vorstufe für die Zellen der höheren Pflanzen (— wie der Thiere —) aufdecken könnten. Denn in der Zelle tritt uns eines der grössten Räthsel entgegen: eine Einheit aus dreierlei autonomen Componenten. Wenn wir berücksichtigen, wie trotzdem Zellkern, Cytoplasma und Chromatophor absolut auf einander angewiesen, man möchte sagen, für einander geschaffen sind, werden wir sie gewiss nur für zu einem hohen Grad von Selbständigkeit gelangte Theile, Differenciationsproducte der Zelle selbst halten können. Es will uns nicht glaublich dünken, dass irgend wann einmal ein solitär lebender Kern mit einem ebensolchen Chromatophor und Cytoplast sich zu einer neuen Einheit zusammengefunden habe. Wenn Pfeffer[1]) auch diese Möglichkeit erwägt, die ihm im Hinblick auf die

[1]) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. I, pag. 27.

Synthese der Flechten sogar nicht von der Hand zu weisen scheint, so kann ich ihm doch nicht beipflichten. Denn in der Flechte vereinigen sich Organismen, welche sehr wohl zu selbständigem Leben befähigt sind, oder doch alle hierzu erforderlichen Organe noch besitzen. In der Zelle dagegen müssten sich die Organe selbst vereinigen. Wir kennen auch keine isolirt lebenden Zellkerne, Cytoplasten oder Chromatophoren, so wenig wie freilebende Augen oder Ohren. Beide sind nur Organe (Organellen) und demnach nur denkbar als Theile eines Organismus. Dass aber eine ganze Zelle im Colonieverband auf den Werth einer Organelle herabsinken sollte, ist nirgends beobachtet, weder bei den Flechtenalgen, noch bei den viel stärker modificirten Zoochlorellen der Thiere.

Auch die relativ schon sehr hohe Organisation der niedersten Grünalgen ist gewiss allmählig geworden, nicht durch Synthese oder Schöpfung einmal gegeben. Sie ist das Product einer seit unausdenkbar langen Zeiten bestehenden Arbeitstheilung und Differenciation der Theile innerhalb der Zelle. Ihre Vorstufen finden wir in den Spaltpflanzen. Das ist denen, welche die Stellung dieser Gruppe im System von weiteren Gesichtspunkten zu erkennen suchten, längst ein Postulat; die subtilsten neueren Untersuchungen geben demselben seine reelle Unterlage.

Ein anderer Punkt von, wie ich glaube, grösster Bedeutung ist wohl noch nicht genügend zur Fixirung der systematischen Stellung der Schizophyten ausgenutzt worden: ihr Stoffwechsel. So ersichtlich derselbe das Interesse der Physiologen gefesselt hat, so wenig hat die Systematik die im höchsten Grade überraschenden Befunde verwerthet. Und doch sind die Gesichtspunkte hierzu, trotz aller Lücken in unserem Wissen über die Oekonomie der Spaltpflanzen, schon unzweifelhaft gegeben.

In Bezug auf die Assimilation des anorganischen Kohlenstoffes herrscht in der ungeheuren Mehrzahl der bekannten Pflanzenspecies eine ausserordentliche Gleichförmigkeit. Von den Volvocineen an, durch die Reiche der Chlorophyceen, Archegoniaten und Phanerogamen finden wir überall die Assimilation mit reinem Chlorophyll, und es ist nicht einmal gelungen, wesentliche Schwankungen in der Zusammensetzung dieses complicirten Körpers bei so weit verschiedenen Pflanzen wie *Chlamydomonas* und ***Hieracium*** nachzuweisen. Nur sehen wir in zahlreichen Fällen und zum Theil auch in grösserer Ausdehnung Pflanzen auf die Autotrophie verzichten, ihren Kohlenstoff- und zugleich meist auch ihren Stickstoffbedarf aus schon vorhandenen Beständen decken, d. h. zu Saprophyten oder Parasiten beziehungsweise Symbionten werden. Die Fähigkeit zur Annahme der metatrophen und paratrophen Lebensweise ist nicht in allen Klassen gleich. Unter den Dicotylen verbreitet, unter den Monocotylen selten, fehlt sie den Gymnospermen und Archegoniaten, wenigstens in ihrer ungeschlechtlichen Hauptgeneration, völlig; die grösste Ausdehnung zeigt sie unter den Chlorophyceen, von welchen sich die riesige Klasse der Pilze abgegliedert hat. Desgleichen ist die Mehrzahl der Flagellaten metatroph. Es scheint somit,

als ob das Aufgeben der Autotrophie den niederen Pflanzen leichter gefallen wäre, als den höheren, und dass erst die höchsten sich wieder zu diesem Verfahren aufgeschwungen hätten.

Ein vollkommen andres Bild erhalten wir aber, wenn wir die niederen, bisher noch nicht erwähnten Klassen des Pflanzenreiches in Rücksicht auf ihre Ernährungsmodi überblicken. Da sind nur einige Familien der Zygophyten, die Peridiniaceen (ob durchweg?), die Desmidiaceen, Zygnemaceen und Mesocarpeen im Besitz der gleichen Chlorophyllassimilation, wie die Angehörigen der Hauptreihe; die naheverwandten Diatomaceen (und anscheinend auch einige Peridiniaceen) haben statt des reinen Chlorophylls eine Mischung dieses Pigmentes mit einem anderen Farbstoff, welcher wohl als Sensibilisator dient. Die selbständigen Reihen der Phaeophyceen und der Rhodophyceen sind durch ähnliches ausgezeichnet. Grössere stoffliche Verschiedenheiten scheinen den bei den Cyanophyceen vorkommenden „Nebenfarbstoffen“ eigen zu sein.

Wenn auch wahrscheinlich die assimilatorische Wirksamkeit bei all' diesen Pflanzen stets nur dem Chlorophyll zukommt, so ist doch durch die Einfügung des Nebenfarbstoffes in das Chromatophor selbst eine bedeutsame Modification der Assimilation bedingt. Wir wissen nicht, ob es sich überall um Sensibilatoren handelt; auch Schutzpigmente wären denkbar. Bei höheren Pflanzen kommen solche wohl unbestritten vor, liegen aber im Zellsaft, nicht in den Chromatophoren.

Alle wesentlichen Abweichungen von dem Typus der Assimilation mittels reinen Chlorophylls finden sich also unter den niederen Pflanzen. Diese Thatsache liesse sich ähnlich deuten wie die Vertheilung der Meta- und Paratrophie, nämlich, dass die Chlorophyllassimilation in ihrer typischen Form um so schwerer einer Modification wiche, je länger sie durch ausschliessliche Gewohnheit fixirt ist, dass sie also in der Hauptreihe des Pflanzenreiches rein gezüchtet ist, während andererseits die niederen Klassen noch leicht zu abgeänderten Verfahren der Assimilation übergehen konnten. Aber während man über die Herleitung der Pilze von Chlorophyceen fast ebenso sicher ist, wie über diejenige der chlorophylllosen parasitischen Phanerogamen von chlorophyllführenden Ahnen, so muss es sehr zweifelhaft erscheinen, ob die Vorfahren der Phaeophyceen und Rhodophyceen, der Diatomeen und Cyanophyceen reines Chlorophyll besessen haben. Erst später kann diese Frage in anderem Zusammenhang genauer studirt werden. Einstweilen wollen wir im Auge behalten, dass die modificirten Chlorophyllsynthesen der reinen Chlorophyllassimilation gleichwerthig, coordinirt, sein können, nicht von jener abgeleitet werden müssen.

Wäre die typische Chlorophyllassimilation die ursprüngliche, die gegebene Ernährungsweise der Pflanzen, so dürften wir erwarten, dass sie wohl bei den h ö h e r e n Reihen durch allmählige Umzüchtung wesentliche Abänderungen erführe, nicht aber bei den niederen. Thatsächlich ist es aber umgekehrt,

und den denkbar grössten Umfang von Abweichungen gegenüber dem Ernährungsmodus der höheren Pflanzen zeigt die Gruppe, welche aus anderen Gründen schon an die unterste Stelle des Systems rückt, die der Bacterien.

Wir kennen Bacterien, welche einen grünen Farbstoff besitzen, wohl echtes Chlorophyll, mit welchem sie assimiliren. Eine andere Bacteriengruppe assimilirt mit Bacteriopurpurin. Diese Substanz scheint dem Chlorophyll verwandt zu sein, enthält aber nach Engelmann, der auch der Botanik als eine erste Autorität auf diesem Gebiet gilt, kein Chlorophyll. Bütschli fand freilich, dass die rothe *Pseudomonas Okeni* sich beim Begiessen mit Alkohol grün färbte, doch ist damit erstens nicht gesagt, dass die Purpurbacterien, in welchen Engelmann kein Chlorophyll nachweisen konnte, doch solches enthielten, und zweitens ist es ja auch möglich, dass der rothe Farbstoff der *Pseudomonas* mit Alkohol in einen grünen überging, ohne dass es sich um die Denudirung von Chlorophyll, wie wir solche bei marinen Florideen im süssen Wasser beobachten, zu handeln brauchte. Bis der Gegenbeweis erbracht wird, müssen wir annehmen, dass es zwei Arten von Photosynthese giebt, die durch Chlorophyll und diejenige durch Bacteriopurpurin, die erstere auch mit Modificationen. Reine Chlorophyllassimilation kommt bei den Bacterien vor, eine oder mehrere Modificationen derselben bei den Cyanophyceen, aber nur und ausschliesslich den Bacterien ist die Assimilation durch Bacteriopurpurin eigen[1]).

Noch mehr weichen von allen Pflanzen und Thieren hinsichtlich ihrer Ernährung die Nitrit- und Nitratbacterien ab. Sie bedürfen der Sonnenenergie nicht und gewinnen ihre Betriebskraft aus einem Oxydationsprocess. Ammoniak oxydiren sie zu Salpetriger Säure, diese zu Salpetersäure. Während sie hierdurch der auf Nitrate als Stickstoffquelle angewiesenen höheren Pflanzenwelt die werthvollsten Dienste leisten, gewinnen sie selbst die Energie zur Synthese der Kohlensäure[2]). Chemosynthetische Assimilation ist nach Winogradsky höchst wahrscheinlich noch eigen den Schwefelbacterien, welche H_2S zu $S + H_2O$, und weiter zu H_2SO_4 oxydiren, und vielleicht den Eisenbacterien (auch Schimmelpilzen?), welche Eisenoxydul in Oxyd umwandeln.

Aber die Condensation der Kohlehydrate, welche das Ergebniss der Photo- und Chemosynthese ist, erscheint nur als Vorstufe für den wichtigsten chemischen Process, den die Zelle auszuführen hat, die Bildung von Eiweiss. Hier bedarf sie des Stickstoffes, der ihr zwar in unendlichen Mengen, gewöhnlich aber in einer ihr unzugänglichen Form, geboten ist. Das grosse Reservoir, aus dem die Pflanzen die zu ihrer Erhaltung nöthigen Gase schöpfen, ist zunächst das Luftmeer. Dessen nur 0,03—0,04 % betragender Kohlen-

---

[1]) W. Pfeffer l. c. pag. 273 und a. a. O.

[2]) S. Winogradsky, citirt bei Pfeffer l. c. pag. 346.

säure-Gehalt genügt der gesammten Vegetation der Erde, um ihren wahrhaft enormen Kohlenstoffbedarf zu decken, und nirgends, ausser in sorgfältig angestellten Experimenten, finden wir einen Kohlenstoffhunger der Pflanzen. Aber die 79 Volumprocente Stickstoff in der Atmosphäre sind für die Pflanzenwelt fast nutzlos. Zwar sind kräftige electrische Entladungen befähigt, einen kleinen Theil der Elemente der Luft, Sauerstoff und Stickstoff, zur Verbindung zu bringen und den letzteren dadurch der Pflanzenwelt zugänglich zu machen, aber die auf diesem Wege zu Stande kommende Anreicherung des Bodens an Stickstoff ist gering und zudem noch in sehr hohem Grade schwankend[1]), und thatsächlich sind weitausgedehnte Theile der Erdoberfläche wegen ihrer Armuth an gebundenem Stickstoff dem Pflanzenwuchs unzugänglich. Neben dem Wasser ist nur der Stickstoff ein Factor, der allgemein und in grossem Maassstab über den Grad der Ueppigkeit der Vegetation entscheidet.

Ausschliesslich die Bacterien sind, soweit wir wissen, befähigt, den trägen molekularen Stickstoff zu activiren, und so bescheiden der Stickstoffgewinn für den einzelnen winzigen Organismus ausfallen muss, so bedeutend summirt er sich für ihre Gesammtheit. Zwar ist es nur eine beschränkte Anzahl von Bacterienarten, welche an dieser fruchtbaren Arbeit Antheil nehmen, und stets ist anscheinend ihre Thätigkeit in complicirter Weise an die Anwesenheit und Mitwirkung anderer Organismen gebunden, welche ihnen bestimmte chemische Verbindungen (auch solche des Stickstoffes) zuführen oder vielleicht auch ihnen den Sauerstoff fernhalten müssen, aber das Gesammtresultat ist ein glänzendes[2]) und kann in seiner Wirkung auf die Natur gar nicht hoch genug angeschlagen werden. Macht sich der Mensch mit Hilfe der Leguminosen die guten Dienste der Knöllchen-Bacterien im Grossen zu Nutze, so wirken von ihm unbeachtet und kaum gekannt andere Stickstoffbacterien im Boden, wo sie ununterbrochen den Vorrath der werthvollen Nitrate mehren und ergänzen.

Seit Boussingault gezeigt hatte, dass die grünen Pflanzen den atmosphärischen Stickstoff nicht assimiliren, wurde — unter Anerkennung dieses Satzes im Allgemeinen — doch eine stattliche Anzahl von Ausnahmefällen angegeben. Nach Frank sollten Hafer, Raps und andere grüne Pflanzen eine geringe Stickstoffanreicherung des besiedelten Bodens ergeben. Man erklärt diese Angabe wohl richtig damit, dass Frank keine sterilisirten Böden anwendete; die von ihm gefundene Stickstoffanreicherung ist auf Conto von Bodenbacterien (*Clostridium Pasteurianum* Winogradsky's u. a.) zu setzen. Das gleiche gilt offenbar auch für die viel besprochene Stickstoffbindung durch die Algen des Brachackers; sie sind sicher nicht selbst die Stickstoffspeicherer, sondern liefern vielleicht diesen ihre organische Nahrung. Mit grösster Skepsis muss man auch den Angaben über die Stick-

[1]) Nach A. Fischer, (Vorlesungen über Bacterien, pag. 86), 0,09—1,8 kg N pro Jahr und Hectar.

[2]) Ein Hectar Lupinen mit ihren Bacterien binden nach Fischer l. c. pro Jahr 227 kg Stickstoff.

stoffbindung durch Pilze (*Penicillium*, *Aspergillus*) gegenüber stehen, seit Brefeld gezeigt hat, dass selbst diejenigen Pilze, welche ihre Wirthpflanzen in Hinsicht ihrer Ernährung nicht merklich schädigen, also hierin den Knöllchenbacterien am nächsten kommen, die Brandpilze, auch im Verein mit geeigneten grünen Pflanzen keinen Stickstoff binden[1]). Nachdem endlich die Arbeiten von Stutzer und Hartleb, welche durch Bodenpilze Stickstoffspeicherung erwiesen haben wollten, eine einmüthige Ablehnung durch die Wissenschaft erfahren haben, sind wir zu der Annahme berechtigt, dass ausschliesslich den Bacterien die Fähigkeit zukommt, den atmosphärischen Stickstoff zu binden[2]).

Mit der Activirung des molecularen Stickstoffes sind die Dienste, welche die Bacterien den übrigen Pflanzen und damit der organischen Welt überhaupt leisten, nicht erschöpft. In ausgedehntestem Maasse betheiligen sie sich an der Zertrümmerung höherer, organischer Stickstoffverbindungen, welche für die Mehrzahl der grünen Pflanzen als Stickstoffquellen unzugänglich sind, und reconstruiren die nöthigen anorganischen N-Verbindungen. Ob die Bacterien in dieser Thätigkeit vollständig von anderen Organismen vertreten werden können, ist nicht ganz sicher. Jedenfalls ist im Hinblick auf die dominirende Rolle, welche die Bacterien im Umtrieb des Stickstoffes in der Natur spielen, die Frage voll berechtigt, ob das Pflanzenleben auf der Erde dauernd in dem bestehenden Umfange möglich wäre, ohne die Bacterien, ja ob nicht die Lebensthätigkeit der letzteren überhaupt die unerlässliche Vorbedingung allen übrigen Lebens auf der Erde ist?

Hier wird eine weitere Erwägung am Platze sein. Sollte wirklich schon des Stickstoffes wegen alles Leben abhängig von dem der Bacterien sein, so müsste man die Fähigkeit dieser, den atmosphärischen Stickstoff zu verarbeiten, als eine ihrer primären Eigenschaften ansehen. Hierfür sprechen die uns bekannten Thatsachen jedoch anscheinend durchaus nicht. Sehen wir doch die Stickstoffbacterien auf organische Nahrung, zum Theil selbst auf Ammoniakverbindungen, welche anderen Zellleibern entstammen, angewiesen. Ebenso sprechen die symbiontischen Anpassungen, welche wohl bei allen Stickstoffbacterien vorliegen, namentlich aber ihre Vergesellschaftung mit der modernen Familie der Leguminosen geradezu gegen den primären Character, ja selbst gegen ein hohes Alter der Erscheinung der Stickstoffassimilation. Aber wenn auch die Form neu ist, so kann doch die Sache alt sein. Vielleicht konnten wirklich die ersten Bewohner der Erde den molekularen Stickstoff assimiliren, und diese Fähigkeit wurde nur von einzelnen unter Modificationen beibehalten, von der Mehrzahl ihrer Nachkommen dagegen aufgegeben, da nun ja auch andere Stickstoffquellen zur Verfügung freistanden. Diese Auffassung wird jedenfalls gestützt durch die höchst bemerkenswerthe Thatsache, dass die Leguminosen nur dann in ausgiebigem Maasse mit Hülfe ihrer Knöllchenbacterien Stickstoff speichern, wenn ihnen

[1]) O. Brefeld, Versuche über die Stickstoffaufnahme bei den Pflanzen; Jahresbericht der Schles. Gesellsch. f. Vaterländ. Cultur 1900, zoologisch-botanische Section, pag. 27.

[2]) Vgl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. § 69.

im Boden keine Nitrate zur Verfügung stehen, in nitratreichem Boden aber so gut wie keine Knöllchen bilden. Es scheint mir auch nicht denkbar, dass Organismen im Stande sein sollten, die bedeutsame Fähigkeit, molekularen Stickstoff zu binden, zu acquiriren. Stickstoffhunger ist doch eine allgemeine Erscheinung; warum lernten die grünen Pflanzen nicht, die Luft auf Stickstoff zu verarbeiten? Andererseits kann man freilich auch einwerfen: warum haben sie es verlernt, wenn ihnen diese hochwichtige Fähigkeit ursprünglich innewohnte? Darauf muss ich nun freilich jede Antwort schuldig bleiben, und ich vermuthe auch, dass das Räthsel nicht eher lösbar erscheinen wird, als bis man über die Stickstoffassimilation der Wasserpflanzen (— bisher wurde nur die Vegetation des Landes untersucht —) und namentlich der Meeresbewohner genauere Kenntniss haben wird. Denn die entscheidenden Acte haben sich jedenfalls im Meer abgespielt.

Auf andere Eigenthümlichkeiten im Stoffwechsel der Bacterien einzugehen, muss ich mir hier versagen. Nur der Athmung sei hier noch in Kürze gedacht.

Es ist sehr zweifelhaft, ob die Bacterien, welche durch Oxydation anorganischer Verbindungen die zur Assimilation erforderliche Energie gewinnen, ausserdem noch die normale Athmung, d. h. die physiologische Verbrennung organischer Substanz zur Erwerbung von Betriebsenergie, ausführen. Schwefel- und Salpeterbacterien gedeihen auch ohne Zufuhr von organischem Nährmaterial, das verathmet werden könnte. Für sie ist also anscheinend die allgemeine Betriebskraft identisch mit der specifischen Energie, deren sie zur Assimilation bedürfen. — Die übrigen Bacterienarten athmen und sind zum grössten Theil wie die höheren Lebewesen an die Anwesenheit freien Sauerstoffes gebunden (obligat aerob). Andere vermögen auch mit gebundenem Sauerstoff auszukommen (facultative Anaeroben), wie das auch einige Pilze können, namentlich die Saccharomyceten. Wieder andere vermögen freien Sauerstoff weder zur Athmung zu benützen noch überhaupt zu ertragen (obligate Anaeroben); mit dieser ausschliesslichen Ausbildung der intramolekularen Athmung, welche neben der gewöhnlichen wohl in allen Zellen vorkommt, und welche bei den höheren Pflanzen und Thieren bei kurzen Unterbrechungen der normalen Athmung aushilfeweise eintritt, stehen wiederum die Bacterien vollkommen isolirt da. Auch das Endproduct der Athmung, bei den höheren Pflanzen ganz allgemein Kohlensäure und Wasser, ist bei den Bacterien grossen specifischen Verschiedenheiten unterworfen: Essigsäure, Oxalsäure, Citronensäure, Ammoniak u. a. mehr. Hierin stehen wieder die Pilze den Bacterien nahe.

Alles in Allem genommen bieten die Erscheinungen des Stoffwechels bei den Bacterien so viele Besonderheiten, dass diese Organismen in einen scharfen Gegensatz zu allen anderen Pflanzen treten. Diese Thatsache lässt sich in dreierlei Weise interpretiren: entweder, die Bacterien haben eben mit den anderen Pflanzen nichts zu thun, oder sie haben sich unter starker Divergenz aus jenen entwickelt, oder endlich sie sind selbst die Vorstufe,

d. h., als Klasse, die Ahnen der übrigen Pflanzen. Mir erscheint nur die dritte Möglichkeit acceptabel. Gegen die erste spricht das Verhältniss der Bacterien zu den Cyanophyceen, welche den übrigen Pflanzen schon sehr viel näher stehen, gegen die zweite die niedrige morphologische Stufe der Bacterien. Nach unserer Auffassung lehren die Bacterien, dass den ersten Pflanzen in der Gestaltung ihres Haushaltes ein weiterer Spielraum gewährt war, und dass erst ihre Nachkommen aus den möglichen Modalitäten der Athmung, der Assimilation des Kohlenstoffes und derjenigen des Stickstoffes bestimmte auswählten und sie in unendlichen Zeiträumen fixirten, so sehr, dass die ausgewählten Formen des Stoffwechsels uns hente den Eindruck des Allgemeingültigen, ja des Primären, machen.

* * *

Es giebt noch andere Wege zur Prüfung der Frage, ob die Bacterien wirklich mit Recht als die ältesten Bewohner unserer Erde angesprochen werden können.

Das Meer birgt manche Relicte uralter Faunen und Floren. Zwar giebt es im Meer anch relativ moderne Familien, wie die Wale, Robben, die Meeresphanerogamen, aber im Ganzen überwiegen doch die älteren Familien im Meer ganz ausserordentlich, wie sie anf dem Lande den jüngeren gegenüber znrücktreten. So sind wir zwar nicht berechtigt, eine Familie, weil sie marin ist, für alt zu erklären, umgekehrt aber dürften wir wohl das hohe Alter einer Gruppe in Zweifel ziehen, welche im Meer nicht vorkommt.

Ueber die Bacterien des Meeres weiss man erst seit einer kurzen Reihe von Jahren genaueres. Zuerst wurden grössere Arten bekannt[1]), welche am Grunde seichter Bnchten kriechend leben; es schien als ob die tiefer stehenden Stäbchenbacterien dem Meer fehlten oder doch in ihm weit weniger verbreitet seien, als in den süssen Gewässern. Aber die modernen Methoden der Bacterienforschung haben nun doch den Nachweis erbracht, dass es im Meer freischwimmende nnd schwebende Bacterien überall giebt[2]). Ihre Zahl schwillt gegen die Küsten zu bedeutend an, offenbar im Zusammenhang mit der Ernährung, welche sicher in der eigentlichen Hochsee, soweit nicht Meeresströmungen sie mit Pflanzenleichen versorgen, schwierig ist. — Marine Cyanophyceen sind gleichfalls bekannt, natürlich, bei dem Lichtbedürfniss der Blaualgen, nur aus flachem Wasser.

Auch die paläontologischen Befunde widersprechen der Annahme nicht, dass die Bacterien die ältesten Lebewesen seien. Zwar sind die ersten kenntlichen Pflanzenreste nicht Bacterien, sondern Algen — übrigens von sehr zweifelhafter Bestimmung; sobald aber in grösseren Ablagerungen

---

[1]) F. Cohn, Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen, M. Schultze's Archiv f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.

[2]) Bernhard Fischer, Die Bacterien des Meeres nach den Untersuchungen der Plankton-Expedition, 1894.

organischer Massen der Ort gegeben ist, an welchen man mit Aussicht auf Erfolg nach den Resten der winzigen Bacterien suchen kann, lässt sich auch schon der Beweis einer reich entwickelten Bacterienflora erbringen [1]). Das ist freilich erst im productiven Carbon reichlicher der Fall, doch sind auch aus dem Kulm und Devon Bacterien nachgewiesen. Der Annahme, dass die Bacterien schon im Archaeolithicum gelebt haben, steht jedenfalls nichts im Wege. Vielleicht haben sie wesentlich beigetragen zur Anhäufung der Kohlenmengen, welche wir Graphit nennen. Dass wir in diesem keine Bacterienleiber mehr erkennen können, ist nur natürlich: Zeit und lastende Gebirge haben grössere und resistentere Pflanzenreste auch noch aus späteren Perioden (Silur) bis zur Unkenntlichkeit zusammengepresst.

* * *

Der Speculation eröffnet sich hier ein weites Feld, auf das wir einen Blick werfen müssen, selbst auf die Gefahr hin für phantastisch gehalten zu werden.

Das Pflanzenleben der Erde hat sich unzweifelhaft nicht immer in so glatten Geleisen bewegt, wie in unserer Aera. Zwar haben Geologie und Palaeontologie längst die Lehre von den grossen Katastrophen fallen gelassen, welchen jedesmal eine Schöpfung zum Opfer gefallen sein sollte, damit eine bessere ihren Platz einnehmen könne. Aber die Erdgeschichte lehrt uns in dem gegenwärtigen Relief der Erde das Endproduct unendlicher Umwälzungen kennen, deren Spuren heute über riesige Flächen hin verborgen, verdeckt liegen unter der nivellirenden Decke der letzten Formationen, des Diluvium und Alluvium. Diese sind es in erster Linie gewesen, welche der Vegetation ausgedehnte und gesicherte Lebensbedingungen geschaffen haben. Wie unsicher mag im Vergleich zu heute das Leben zur Silurzeit gewesen sein, als es an morastige Lagunen gebunden war. Ein geringes Schwanken des Meeresniveaus genügte damals, um eine üppige Vegetation zu begraben oder jäh verdorren zu lassen. Und gewiss waren doch die Verhältnisse zur Zeit, als, unendlich lange vor dem Silur, die ersten Pflanzen auf der Erde entstanden, noch ungleich schwieriger, dem Leben feindlicher.

Welche Pflanzen mögen wohl in dem unwirthlichen Chaos der Urwelt als erste ihre Existenzbedingungen gefunden haben? Wir können uns bis zu einem gewissen Grade ausmalen, wie es damals auf der Erde ausgesehen haben mag.

Der Erdball war feuerflüssig gewesen. Als seine Lavakruste erstarrte, befand sich in seiner noch heissen Atmosphäre die gesammte Menge Kohlenstoff, — soweit derselbe nicht etwa in Carbiden sich an der Bildung der

---

[1]) B. Renault, Recherches sur les Bactériacées fossiles, Annales d. sc. nat. Sér. VIII, Vol. 2. 1896.

festen Rinde betheiligte, — desgleichen die ganze Wassermasse des Weltmeeres. Die lastende Atmosphäre muss die Heimath furchtbarer Gewitter gewesen sein, welche kühlere Wassermassen auf die Erdoberfläche hinabstürzen machten und deren Gluth kühlten. So bildete sich das Urmeer. Aber an den Bruchkanten der noch dünnen Erdkruste, die sich nun unter dem Einfluss der Verdunstung des Wassers rascher contrahirte, mochten überall neue Lavaergüsse das Meer aufzischen machen; Fluthen, die durch verborgene Gänge bis zur heissen Innenmasse der Erde gelangt waren, stiegen als siedende Thermen, gesättigt mit den giftigen Gasen der Tiefe, wieder empor.

In dieser Umgebung dürfte das Leben auf unserer Erde entstanden sein.

Wir kennen nur eine Klasse von Lebewesen, welche unter solchen Bedingungen möglich waren: die Schizophyten. Die Bacterien vermögen in einzelnen ihrer Arten auch heute noch im heissen Wasser zu leben, das den Plasmaleib anderer Pflanzenzellen zur Gerinnung bringt; ihre Sporen waren im Stande selbst die Lavaausbrüche im Urmeer zu überleben. Die Bacterien allein gedeihen in den giftigen Solfataren, sie allein verstehen es zu assimiliren auch ohne Licht, und so werden sie wohl schon in der Dämmerung der Urzeit organische Substanz aus roher Materie geschaffen haben. Nur sie sind befähigt, ohne freien Sauerstoff zu leben, oder in Concentrationen, welche bei allen anderen Zellen irreparable Plasmolyse hervorrufen. Ja, nur in der Klasse der Schizophyten finden wir eine solche Mannigfaltigkeit in physiologischer Beziehung, die Fähigkeit, so weit verschiedenen Lebensbedingungen sich anzubequemen, dass wir uns diese Pflanzen allein als Bewohner des Urmeeres denken können.

Als erste mögen sie Kohlensäure aus der Atmosphäre gezogen und auf der Erde fixirt haben; sie reicherten das Wasser mit Nitraten an und schufen so die Bedingungen für neue Pflanzenklassen. Sie gaben dem Meer seinen Gehalt an Schwefelsaurer Magnesia und Gyps und zerstörten dafür den giftigen Schwefelwasserstoff. In grösserem Maassstab gesteinbildend waren die Cyanophyceen, welche Bänke des kohlensauren Kalkes aufbauten oder diese auch wieder corrodirten und damit dem Wasser Kalkschlamm zuführten zu neuer Ablagerung.

So unterstützten die Schizophyten das ewig bewegte Wasser, das die Felsen zernagte und aus ihnen die Mischung des fruchtbaren Bodens schuf, den Träger späterer Vegetationen.

* * *

Nachdem wir versucht, die systematische Stellung der Schizophyten zu ermitteln, hätten wir weiterhin die innere Gliederung der Reihe zu studiren.

Die beiden Hauptgruppen, Bacterien und Cyanophyceen, sind trotz mancher Berührungspunkte leidlich gut gegeneinander abgegrenzt. Gegenüber der

erstaunlichen Vielseitigkeit des Bacterienlebens erscheint die Physiologie der Cyanophyceen schon auf einen beschränkten Umfang eingeengt, gleichförmig. Ihre Zellen haben die freie Ortsbewegung bis auf einen kleinen Rest, die Kriechbewegung der Oscillarien, verloren, dafür haben sie aber eine bessere Arbeitstheilung eingeführt und grössere Dimensionen erworben. Die im Wasser lebenden Formen haben zum Theil die merkwürdige Fähigkeit gewonnen, in ihrem Körper Gasvacuolen zu bilden, mit welchen sie passiv aufschweben und die sog. Wasserblüthe bilden. Durch eigenthümliche Sammelscheiden geschützt, besiedeln einzeln schon bewegliche Oscillarien feuchte Stellen des Bodens *(Microcoleus)*; von unbeweglichen Formen finden viele eine neue Heimath ausserhalb des Wassers, namentlich in Symbiose mit Flechtenpilzen erhalten sie eine ausserordentliche Verbreitung. In ihrem biologischen Verhalten stehen sie mit den gleichfalls flechtenbildenden niederen Chlorophyceen, speciell den Pleurococcaceen, vollständig auf gleicher Stufe. Beide Gruppen stellen erste Anpassungsversuche an das Landleben dar, welche nur unter absolutem Verlust der freien Locomotion gelangen. Höhere Algen haben das Leben an der Luft gelernt, ohne dies Opfer bringen zu müssen.

Die Fähigkeit der Cyanophyceen nach einfachen, aber doch schon vielfach variirten Plänen Colonieen zu bauen, hat seit langer Zeit das Interesse der Botaniker gefesselt. Einzelne Formen bringen es sogar zu einem Aufbau, der demjenigen höherer Wasserpflanzen, Braunalgen, Florideen, verglichen werden kann. Andere wieder führen eine bemerkenswerthe Arbeitstheilung zwischen den Zellen durch, welche zum Theil bald auf die vegetativen Thätigkeiten, Ernährung und Theilung, verzichten, zu mechanischen Zellen (Heterocysten oder Haarspitzen) oder zu Fortpflanzungszellen (Hormogonien, Conidangien) werden.

Für die ganze Gruppe der Cyanophyceen ist der specifische Pflanzencharacter bemerkenswerth, während die primitiveren Bacterien deutlichere Beziehungen zu den Protozoen zeigen. Diesen Eindruck bestimmt namentlich ihr Vermögen zu freier Ortsbewegung.

Wenn wir in dieser eine primäre Eigenschaft der Lebewesen sehen, welche wohl aufgegeben oder zeitweilig latent werden kann, nicht aber irgendwo im System spontan aufs Neue auftritt, so werden wir naturgemäss diejenigen Familien der Schizophyten, welche beweglich sind, an den Anfang der Reihe stellen. Die freie Schwimmbewegung erscheint als älter, als die Kriechbewegung, welche schon die Nähe des festen Bodens voraussetzt. Bei den Bacteriaceen (M i g u l a) ist die Bewegung an die einfachsten Körperformen gebunden (— von den Coccaceen sehen wir einstweilen ab —), die Spirillaceen schliessen sich zum Theil sehr nahe an, doch läuft die Familie in Formen aus, welche neben ihren dauernden Spiralwindungen die Fähigkeit zu ausgiebigen elastischen Krümmungen besitzen; diese Arten *(Spirochaete)* leiten zu den Beggiatoaceen und Oscillatoriaceen über, deren flexiler Körper nicht schwimmt, sondern kriecht. Die beiden letzten Familien sind nahe

verwandt und eigentlich nur durch ein physiologisches Merkmal, den Modus der Ernährung, geschieden.

Auch die beweglichen Arten der Bacterien haben allgemein vorübergehende Stadien der Ruhe, in welchen sie meist gar keinen Bewegungsapparat besitzen. Bei einigen Arten dauert der Ruhezustand kurz oder ist nur auf die ersten Zellen nach dem Auskeimen aus der Spore oder auf die sporenbildenden Zellen *(Bacillus subtilis)* oder endlich auf die Spore selbst beschränkt *(Bacillus carbonis)*. Andere wieder sind gewöhnlich unbeweglich und bilden ihre Cilien nur unter besonderen Verhältnissen, namentlich auf bestimmten Substraten. Eine grosse Anzahl, rund die Hälfte der Bacteriaceen, ist uns überhaupt nur im unbeweglichen Zustand bekannt; diese Arten, von Migula (provisorisch) in der neu umgrenzten Gattung *Bacterium* zusammengefasst, sind zum Theil beweglichen *Bacillus*- und *Pseudomonas*-Species so ähnlich, dass wir ihren nahen Anschluss an jene vermuthen müssen. Und endlich giebt es zwei Familien der Bacterien, denen die freie Ortsbewegung fast gänzlich fehlt, die Chlamydobacteria und die Coccaceen. Beide verdienen noch eine kurze Würdigung.

* * *

Die Chlamydobacteria führen ihren Namen nach ihrer bemerkenswerthen Eigenschaft, einen Mantel, eine Scheide um ihre Zellen zu bauen, der ihnen die Construction von Colonieen ermöglicht, wie sie unter den Bacterien nicht wieder vorkommen. Es sind zwar meist nur Fadenverbände, doch bilden sich in diesen polare Gegensätze aus: Basis und Spitze. Hierin tritt uns ein exquisiter Pflanzencharacter zum ersten Male entgegen. Zwar weisen auch einzelne Stäbchenbacterien schon Anfänge von Polarität auf, indem sie nur gradlinig, ohne umzukehren, schwimmen, auch ihre Spore nur an dem einen Körperende bilden (Köpfchenbacterien), doch kann hierin nur eine Vorstufe für die Flagellaten, deren Körper ein „Vorn" und „Hinten" hat, gesehen werden, nicht für die Fadenalgen und Cormophyten mit ihrem Gegensatz von Basis und Spitze. Beide Arten von Polarität sind darin verschieden, dass die eine freischwimmende, die andere unbewegliche Zellen (Cysten) betrifft; ja sie brauchen nicht einmal gleichsinnig in einander überzugehen, vielmehr kehrt sich die Polarität um, wenn eine flagellatenartige Schwärmspore zur Fadenalge auskeimt (sich encystirt): das Vorderende der Zoospore (der positive Lichtpol) wird zur Basis der Alge (also zum negativen Lichtpol), so bei *Oedogonium*. — Die Schraubenbacterien, Beggiatoen und Oscillarien sind dagegen nach beiden Enden gleichförmig gebaut, ihre Bewegungsrichtung kehrt sich in kurzen Perioden um. Unter den Cyanophyceen sind nur die Rivularieen durch einen scharf ausgeprägten Gegensatz von Basis und Spitze ausgezeichnet. — Auch in ihrer „falschen Verzweigung" nähern sich die Chlamydobacterien *(Cladothrix)* den gleichfalls mit Scheiden versehenen Scytonemataceen.

Den vegetativen Zellen der Chlamydobacteria könnte das Vermögen freier Ortsbewegung wohl nicht viel nützen, da sie ja in enge Scheiden eingeschlossen sind. Jedenfalls sind sie unbeweglich, wenn sie nicht als Schwärmsporen die Scheiden verlassen. Die begeisselte Schwärmspore präsentirt sich als Jugendform, welche die Aufgabe, einen neuen Wohnort zu suchen, übernehmen muss. Die Beweglichkeit tritt hier nicht als etwas Neues auf, sondern als Rückkehr, als Wiederholung eines früheren Zustandes; sie trägt den Character einer atavistischen Erscheinung, zugleich ermöglicht sie aber den festsitzenden Chlamydobacteria eine wirksame Keimverbreitung. Die Schwärmer von *Cladothrix* entsprechen also morphologisch den schwärmenden Jugendstadien von *Bacillus subtilis,* den dauernd schwärmenden Individuen von *Bacillus carbonis;* biologisch sind sie Sporen (Zoosporen). Aber nur *Cladothrix* hat wirklich schwimmende Schwärmer mit einem Büschel seitlich inserirter Cilien; bei *Thiothrix* vermögen sie nur langsame Kriechbewegungen auszuführen, bei *Crenothrix* und *Hyphaeothrix* sind die losgelösten Zellen-Individuen unbeweglich und werden passiv vom Wasser fortgeführt (Akineten). Schon hier sehen wir also das Aufgeben der Eigenbewegung da, wo die Keime ohne ihr Zuthun von dem Medium an den Ort ihrer Bestimmung geführt werden können. Die Methode scheint wenig rationell, wenn wir uns die mit ihr verknüpfte Keimvergeudung vor Augen halten, entspricht aber vollständig dem passiven Character des Pflanzenlebens.

Die Cyanophyceen haben niemals Zoosporen, häufig dagegen Akineten, welche namentlich für die Chamaesiphonaceen characteristisch sind.

Es ist hier der Ort, einige Vermuthungen über den systematischen Ort und den Anschluss der Rhodophyceen an die übrigen Pflanzen zur Sprache zu bringen. Vor langen Jahren hat Ferdinand Cohn, gestützt auf die von ihm gefundenen Uebereinstimmungen in den assimilirenden Pigmenten, die Cyanophyceen mit den Bangiales in nahe Beziehung zu bringen gesucht. Der Gedanke fand, wie es scheint, keinen Anklang und ist fast in Vergessenheit gerathen. Wenn man aber berücksichtigt, wie rathlos wir den Rhodophyceen noch heute gegenüberstehen, wenn man sieht, wie sie noch neuerdings mit Chlorophyceen (Coleochaetaceen), mit Ascomyceten sogar in Verbindung gebracht werden[1]), mit welchen sie doch nichts gemeinsam haben als äusserliche Merkmale oder die allgemeine Stufe ihrer Fortpflanzungserscheinungen, so darf der Versuch, sie den Cyanophyceen anzugliedern, wohl auch gewagt werden.

Den Besitz eines Nebenfarbstoffes neben ihrem Chlorophyll theilen die Rhodophyceen mit den Cyanophyceen, vielen Flagellaten, einem Theil der Zygophyten (Diatomeen) und den Phaeophyceen; in dieser Nachbarschaft werden wir ihren Anschluss zu suchen haben. Ersichtlich haben aber die Rhodophyceen zu den drei letztgenannten Reihen keine Beziehungen, fehlt ihnen doch der Flagellatencharacter der freien Beweglichkeit. Für diesen Verlust kann man nicht wie bei den Pleurococcaceen, den Eumyceten u. a. das Medium verantwortlich machen, denn die Rhodophyceen sind ja Meeresbewohner geblieben. Die Flagellatenabkömmlinge haben aber im Meer ihre schwärmenden Keimzellen behalten bis zu den Dasycladaceen und Fucaceen.

Wir möchten das Aufgeben der activen Beweglichkeit im Keimstadium, das bei den Rhodophyceen so sehr auffällt, in Beziehung bringen mit der Ver-

---

[1]) Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien I, 2, pag. 304.

muthung, dass ihr locomotorischer Apparat zur sicheren Beförderung der Keime nicht genügte, also schlechter construirt war, als derjenige der Flagellatensippschaft. Und welcher Art war seine Construction? Wir kennen im Pflanzenreich ausser den Flagellatengeisseln als Bewegungsapparat nur die Cilien der Bacterien und die Hyaloplasmasäume der Sarcodinen. Nichts spricht für einen Anschluss an diese, manches dagegen für nahe Beziehungen zu den ersteren.

Schon die Chlamydobacteria geben das freie Schwimmstadium auf; ihre Akinetenbildung ist durch Uebergänge mit derjenigen der Chamaesiphonaceen verbunden, welche schon stark an die der Bangiaceen, der untersten Rhodophyceen-Familie, anklingen[1]). Die Akineten der Bangiaceen sind nackte Protoplasten, welche — bei *Bangia* und *Porphyra* — in Einzahl aus gewöhnlichen Thalluszellen gebildet werden, und sind anfangs zu amöboiden Bewegungen befähigt, wie diejenigen von *Thiothrix*. Sie sind also wie die Schwärmer und Akineten der Chlamydobacteria zur Keimdislocation bestimmt, welche nothwendig wurde, sobald die durch Theilung sich bildenden Zellenindividuen in festem Colonieverband blieben; sie haben zunächst nicht eigentlich die Vermehrung zu bewirken, doch da die Neubegründung von Colonieen stets mit Verlusten an Keimen verknüpft ist, so wird die Zahl der letzteren naturgemäss vermehrt: die Keimverbreitung wird zur Vermehrung. Die (ungeschlechtlichen) Keime der Florideen s. str., die Tetrasporen, tragen dagegen schon deutlich den Character der Vermehrungssporen.

Die Geschlechtszellen der Rhodophyceen sind von den Akineten herzuleiten, deren Charactere die männlichen Sexualzellen treu, auch noch bei den Florideen, bewahren, während die weiblichen schon bei den Bangiaceen die Zellhülle nicht mehr verlassen und bei den Florideen eine recht eigenthümliche Ausbildung erfahren.

Es spielen sich in den Reihen der Rhodophyceen auf der einen Seite und der Flagellaten-Chlorophyceen andererseits parallele Erscheinungen ab. Hier wie dort übernimmt ein Theil der Colonie reproductive Function: bestimmte Zellen lösen sich aus dem Verbande und begründen neue Colonieen, allein oder unter geschlechtlicher Verschmelzung. In beiden Reihen verlieren von den drei so gegebenen Arten von Keimen die weiblichen zuerst ihre ursprünglichen Charactere, dann die ungeschlechtlichen, zuletzt die männlichen. Aber diese ursprünglichen Charactere der Keime in beiden Reihen waren verschiedene: hier die der rudernden, polaren Flagellatenzelle, dort die der passiv bewegten nicht polaren Akinete, wie sie schon *Crenothrix* besass.

Wenn wir nach Cohn's Vorgang für den Anschluss der Rhodophyceen an die Schizophyten eintreten, so vergessen wir nicht, welche ausserordentlichen Differenzen in der Organisation und in den Fortpflanzungserscheinungen beide aufweisen. Alle Rhodophyceen haben echte Chromatophoren und echte Kerne; sie besitzen eine entwickelte sexuelle Fortpflanzung. Aber darum könnten sie doch Weiterbildungen des Schizophytenstammes darstellen; haben doch die verschiedensten Forscher seit de Bary keinen Anstoss genommen, die Flagellaten mit den Bacterien in Beziehung zu bringen, obgleich zwischen beiden die gleichen Differenzen bestehen.

Möglicherweise kennen wir schon, wenn auch ungenügend, einige Zwischenstufen zwischen Schizophyten und Rhodophyceen. Wir suchen sie freilich im Meer vergeblich; hier dürften sie, wenn sie jemals vorhanden waren, wie so viele andere Uebergangsformen zwischen zwei grossen Gruppen, zu Grunde gegangen sein. Aber im süssen Wasser und als Epiphyten haben sich einige isolirte Arten erhalten, welche so starke Anklänge an die Cyanophyceen aufweisen, dass man sie diesen unbedenklich anreihte, solange man nicht

[1]) Vgl. die Figuren bei Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien I, 1a, pag. 60, und I. 2, pag. 312.

beachtete, dass sie Chromatophoren und Zellkerne besitzen. Die „Natürlichen Pflanzenfamilien" führen diese meist ungenügend studirten Gattungen als Anhang bei den Bangiales, obwohl sie keine Sexualität zu haben scheinen; einzelne (*Chroothece*) stehen provisorisch noch bei den Cyanophyceen.

* * *

Wir müssen noch einmal weit zurückgreifen, um den systematischen Ort der Coccaceen und der ihnen offenbar sehr nahe stehenden Chroococcaceen zu bestimmen. Dass diese beiden Familien morphologisch höher stehen, als die correspondirenden einzeln resp. in Fadenverbänden lebenden Formen, (Stäbchenbacterien, Oscillarieen), ergiebt sich eigentlich ohne weiteres aus ihren höheren Bauplänen und ihren festeren Colonieverbänden. Als selbstständige Entwickelungsreihe sind sie früh erkannt worden (Nägeli, Cohn); nach der einfachen Kugelgestalt ihrer Zellen, welche bei den tiefer stehenden Arten von auffallend geringer Grösse sind, hat man sie aber stets an den Anfang der Reihen gestellt. Hier gehören sie nicht hin.

In ihrer Totalität ist zunächst die Gruppe der Coccaceen als eine abgeleitete aufzufassen, weil ihre Angehörigen die active Beweglichkeit aufgegeben haben. Nur wenige Species, kaum ein Dutzend, verknüpfen, zeitweilig mit Geisseln versehen und beweglich, die Coccaceen mit den Stäbchenbacterien; und diese Arten *(Planococcus, Planosarcina)* sind bei ihren einfachen Formen sicher nicht als hochstehende Glieder der Familie anzusprechen. Die ungeheure Mehrzahl der Coccaceen lässt sich passiv treiben. Die Individuen vieler von ihnen haben so geringe Grösse, dass sie der Brown'schen Molekularbewegung unterworfen sind, den Strömungen des Wassers oder anderer Medien daher ausserordentlich leicht folgen können. Es liesse sich wohl eine Beziehung denken zwischen der passiven Beweglichkeit dieser Formen und ihrer ausserordentlichen Kleinheit, welche ihresgleichen nicht wieder hat.

Andererseits ist aber auch evident, dass zwischen der Coloniebildung der grösseren Sarcinen und ihrer Unbeweglichkeit ein gewisser Connex besteht. Die primitiven Ruderapparate der Bacterien dürften wohl zur Fortbewegung complexer Colonien nicht genügen, sobald eine grössere Anzahl von Individuen sich an der Ruderarbeit nicht betheiligen kann. In der That sehen wir die Individuen von *Planococcus* aus ihren merismopediaartigen Colonieen einzeln ausschwärmen, *Planosarcina* schwärmt in kleinen Packeten (4—8); grössere Colonieen sind unbeweglich.

Dass ebenso die Chroococcaceen nicht die niedrigsten Cyanophyceen sind, ergiebt sich für uns schon aus ihrer völligen Bewegungslosigkeit im Gegensatz zu der Gruppe der Oscillarieen.

Diese Auffassung der Coccaceen-Chroococcaceen wird wesentlich gestützt durch eine weitere Betrachtung, die hier anzuschliessen ist.

Bisher war nämlich von einer sehr bemerkenswerthen Eigenschaft der Schizophyten nicht die Rede, von ihrer Cystenbildung, einer Erscheinung,

welche sie mit allen primitiven Pflanzen- und Thierklassen theilen, und welche, ähnlich wie die Bewegung, einen ursprünglichen Character darstellt. Die mancherlei Controversen, welche sich namentlich bei den Bacterien an die Erscheinungen der Sporenbildung knüpfen, lösen sich alsbald leicht, sobald wir sie im Zusammenhang mit den entsprechenden Zügen in der Entwickelung anderer Protophyten und Protozoen betrachten, statt, wie es oft geschehen ist, zur Deutung der Thatsachen den Metaphyten (Pilzen) die entscheidende Stelle einzuräumen. Zugleich gewinnen wir dann brauchbare Hinweise auf die noch genauer zu erörternde Stellung der Coccaceen und Chroococcaceen.

Encystirt nennen wir — bei den Flagellaten und Sarcodinen — Zellenindividuen, welche ihren Leib in einer besonderen resistenten Hülle bergen, welche zwar die active Beweglichkeit zeitweilig ausschliesst, dafür dem Körper aber einen hohen Grad von Sicherung gewährt. Die Cysten sind zunächst also Stadien zum Ueberdauern ungünstiger Zeitläufte, das heisst Dauersporen. Im einfachsten Fall sehen wir die Zellen sich encystiren, wenn ihnen das Wasser, dessen sie für ihren Bewegungsapparat bedürfen, zu mangeln beginnt, so bei den Chlamydomonadinen. Die Cystenruhe kann aber auch zu nutzbringender Thätigkeit verwendet werden, zur Verdauung massenhaft aufgenommener Nahrung (Vampyrellen) oder zur Theilung und Vermehrung (Pseudosporeen), wovon später mehr die Rede sein wird. Endlich kann die Cyste zur Keimverbreitung dienen, oder vielmehr jede kleine, leichte Cyste wird, wenn sie sich in einer austrocknenden Umgebung findet, leicht durch den Wind an neue Orte geführt; bei den Myxomyceten steht die Cystenbildung geradezu an erster Stelle im Dienst der Keimverbreitung.

Die Natur macht sich also hier eine Erscheinung in sehr verschiedener Weise zu Nutze. Wenn sie aber die Cystenbildung zur Keimverbreitung verwerthet, so muss die Nöthigung dazu in einer Herabsetzung der Eigenbeweglichkeit der Arten liegen, sei es, dass ihr Bewegungsapparat nicht leistungsfähig genug ist, oder dass das geeignete Medium, das Wasser, fehlt. Ursprünglich aber ist die Cystenbildung jedenfalls ein exquisites Mittel zur Sicherung der individuellen Existenz und als solches vielleicht nahezu so alt wie die Ernährung, die Bewegung, ja das Leben selbst.

Man darf nun aber keineswegs glauben, dass bei der Cystenbildung der ganze Körper von der Schutzwand eingeschlossen werden müsste. Im Gegentheil sehen wir ausserordentlich oft die Cyste innerhalb der ursprünglichen Zellgrenzen entstehen, die alte Membran, ja oft noch ein Theil des Cytoplasmas bleibt von der Cystenbildung ausgeschlossen. Namentlich bei Sarcodinen ist dies deutlich, so bei *Arcella,* den Pseudosporeen. Naturgemäss ist die Umhüllung des Körpers mit einer neuen Membran mit einer gewissen Contraction und Verkleinerung des Inhaltes verbunden; und wenn die Cyste einen wirksamen Schutz bedeuten soll, so wird es gut sein, wenn sie sich der Kugelgestalt nähert; thatsächlich sehen wir allgemein die Cystenbildung mit Contraction und Abrundung des Cytoplasten verbunden.

Die sogen. Endosporenbildung der Bacteriaceen und Spirillaceen ist nichts anderes als eine Encystirung. Zunächst wird uns die Condensation des Plasmas sichtbar, die bald mit einer einfachen Loslösung von der ursprünglichen Wand (*Bacterium Anthracis* u. a.), bald zunächst mit der Bildung eines Verdichtungscentrums beginnt, das als glänzender Punkt in der sporenbildenden Zelle hervortritt (*Bacillus Megatherium* u. a.). Erst wenn der condensirte Plasmaleib seine definitive Grösse angenommen hat, wird die Cystenwand abgeschieden. — Die Wiedergeburt der beweglichen Zelle erfolgt entweder, indem der Plasmaleib mit einer neuen Wand (Intine) umkleidet aus der Cystenwand (Exine) ausschlüpft, oder auch durch directe Umwandelung der letzteren, welche gewiss aus Eiweissstoffen besteht, in die normale Wand *(Bacillus leptosporus)*.

Je nachdem, ob die Cyste erheblich kleiner ausfällt als die ursprüngliche Zelle oder ob sie diese ausfüllt und dann deren Membran als äussere Hülle beibehält, haben wir es mit Endosporen oder mit Arthrosporen zu thun; beide sind Cysten und unterscheiden sich nicht wesentlich[1]). Aber da mit der Cystenbildung eine Contraction des Inhaltes stets verbunden ist, so sind typische Arthrosporen nur in Zellverbänden mit Arbeitstheilung möglich, denn sie setzen eine Nährstoffzufuhr zu der Cystenzelle voraus, sonst würde ja die ursprüngliche Grösse nicht erhalten bleiben können. Dem entsprechend finden wir eigentliche Arthrosporen nur bei den höheren, in Colonieen lebenden Cyanophyceen; ihr Vorkommen bei den Oscillarieen und Chlamydobacterien wird bestritten. Wenn aber einmal die Cystenzelle von ihren Schwesterindividuen mit Reservestoffen versorgt wird, so kann die Cyste über das Maass der vegetativen Zelle, und selbst erheblich, anschwellen; so bei *Cylindrospermum* und *Calothrix*.

Was Alfred Fischer[2]) veranlassen konnte, in seinem Versuch einer Neueintheilung der Stäbchenbacterien vier Gattungen von arthrosporen Bacillaceen (Bacteriaceen) zu begründen, wenn er nicht eine einzige hierher gehörige Art namhaft machen konnte, ist mir nicht verständlich. Fischer hat sich ein grosses und dauerndes Verdienst um die wissenschaftliche Auffassung der Bacterien erworben, nicht zum wenigsten dadurch, dass er auf den hohen systematischen Werth der Bewegungsorganellen nachdrücklich hinwies. Aber die oben erwähnte Uebersicht, die sich nicht als Clavis analytica, sondern als System erweist, weil nach ihren Abtheilungen die Gattungen aufgestellt und benannt werden, gefällt mir garnicht. Solche regelmässige Anordnungen, in welchen die Unterfamilien mit ihren Gattungen wie geschlossene Sectionen wohlgedrillter Soldaten aufmarschiren, können doch kaum den Anspruch auf Natürlichkeit machen. Und der Gedanke, die Gliederung durch rhythmisch wiederkehrendes Anklingen der Gattungsnamen noch stärker zu betonen, kann nicht einmal als originell bezeichnet werden, seitdem Haeckel vor langen Jahren die Calcispongien in noch schöner klingenden siebenzeiligen Strophen besungen hat. Das sei nur beiläufig und ohne Malice gesagt.

---

[1]) Sie sind beide Chlamydosporen im Sinne Brefelds, der sie auch als solche schon vor Jahren in Anspruch genommen hat. (O. Brefeld, l. c.)

[2]) A. Fischer, Untersuchungen über Bacterien, Pringsheim's Jahrbücher XXVII, 1894.

Man könnte die Cysten unterscheiden als Holocysten, welche aus dem ganzen Protoplasmaleib einer Zelle, und als Merocysten, welche nur aus einem Theil desselben hervorgehen. Die Arthrosporen sind Holocysten, die Endosporen sind Merocysten, denn das extracapsuläre Plasma der Bacterien betheiligt sich nicht an ihrem Aufbau, desgleichen oft ein Bruchtheil des intracapsulären. Vielleicht hat dieser Protoplasmarest die Aufgabe, am Bau der Cystenwandung mitzuarbeiten; jedenfalls geht er spätestens mit der Sporenreife zu Grunde. Manchmal nimmt aber die sich bildende Cyste nur einen verhältnissmässig kleinen Theil des Plasmas in sich auf: so bei den spindelförmigen Arten (Clostridien) und namentlich bei den Köpfchenbacterien (Plectridien). Diesen bleibt die Geisselthätigkeit länger erhalten; die Cystenmutterzelle wird hierdurch in den Stand gesetzt, selbst für die Dislocation der Dauerspore Sorge zu tragen. Diese Fälle lassen sich zum Theil ohne sonderlichen Zwang durch unvollständig bleibende Theilungen erklären; thatsächlich sind einige Clostridien, z. B. *Bacillus inflatus,* im Stande, auch zwei Cysten in einer Mutterzelle zu bilden. Diese fallen meist nicht gleich gross aus.

Cystenbildung kommt bei den Bacterien in den beiden Familien vor, welche schwimmende Bewegung haben, d. h. bei Bacteriaceen und Spirillaceen. Von der Mehrzahl ihrer Arten kennen wir zwar die Sporen noch nicht; doch ist die Cystenbildung nicht auf die zeitweilig beweglichen Species beider Familien beschränkt. Denn auch hier giebt es, wie erwähnt, viele Arten, bei welchen Eigenbewegung noch nicht constatirt worden ist; Migula fasst sie unter den Namen *Bacterium* und *Spirosoma* provisorisch zusammen.

Die Zellen der Coccaceen sind, wie wir sahen, mit wenigen Ausnahmen unbeweglich; wir betrachteten die Familie daher als abgeleitete, nicht primitive. Den Coccaceen fehlt auch in den Cysten ein zweites Merkmal einer primitiven Gruppe. Sollte wirklich vereinzeltes Vorkommen von Cystenbildung bei Coccaceen erwiesen werden — *Sarcina pulmonum* soll Endosporen haben —, so würde dies nur beweisen, dass ihnen die Sporenbildung ursprünglich ebenso eigen war, wie den Bacteriaceen und Spirillaceen. Wenn die Familie die Bildung von Cysten aufgab, so mag das darin begründet gewesen sein, dass ihre kleinen, kugeligen, unbeweglichen Zellen sich schon ohnehin nur unwesentlich von Sporen unterschieden, zumal sie noch oft resistente oder gallertumhüllte Membranen haben. Der specielle Vorzug wirklicher Cysten solchen Coccenzellen gegenüber mochte zu gering sein, um ihre Bildung zu motiviren.

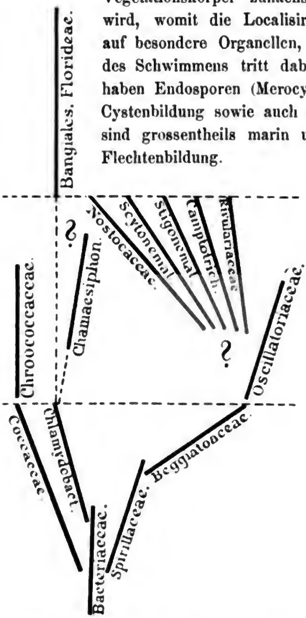
Die Sporenlosigkeit der Coccaceen ist also ein weiterer Hinweis, welcher uns neben deren Bewegungslosigkeit und Coloniebildung veranlasst, die ganze Familie als abgeleitete zu fassen [1]). Dass auch bei den verwandten Chroo-

[1]) Nach Renault (l. c. pag. 345) überwiegen in der palaeolithischen Periode die Coccaceen gegenüber den Stäbchenbacterien; dies könnte gegen unsere Auffassung des gegenseitigen Verhältnisses beider Familien gedeutet werden. Doch da wir leider von den fossilen Bacterien überhaupt nur eine biologische Gruppe, die Bewohner faulender vegetabilischer und animalischer Substanzen (Coprolithen), kennen, so kann diesem Einwand kein grosses Gewicht beigelegt werden.

coccaceen Cystenbildung als sehr selten angegeben wird (— oder vielleicht garnicht existirt —), kann uns nun nicht Wunder nehmen. Ob sie aber, wie die gleich ihnen zu typisch unbeweglichen Verbänden zusammenschliessenden Chlamydobacterien, zur Bildung von Schwärmern (resp. Akineten) fortgeschritten sind, ist auch nicht sicher erwiesen; die einzige einschlägige Angabe ist verhältnissmässig alt[1]) und inzwischen nicht verificirt worden.

* * *

Als niedrigste Familie der Schizophyten und der Pflanzen überhaupt fassen wir also die Bacteriaceen auf; ihnen gliedern sich am nächsten die Spirillaceen an, welche mit *Spirochaete* zu den Beggiatoen und Oscillarien überleiten. Diese Reihe ist characterisirt dadurch, dass der anfangs grade Vegetationskörper zunächst gebogen, dann biegsam (flexil) wird, womit die Localisirung der locomotorischen Function auf besondere Organellen, die Geisseln, fortfällt. An Stelle des Schwimmens tritt dabei das Kriechen. Die Schwimmer haben Endosporen (Merocysten); die Kriecher entbehren jeder Cystenbildung sowie auch der Schwärmer oder Akineten; sie sind grossentheils marin und betheiligen sich nicht an der Flechtenbildung.



Eine zweite Nebenreihe der Bacteriaceen beginnt mit den Coccaceen, vermittelnde Formen sind nicht selten, z. B. *Bacillus prodigiosus*. An die Coccaceen werden die Chroococcaceen durch *Merismopedia* angeknüpft. Die Reihe ist ausgezeichnet durch den Verlust der Bewegungsorganellen und der Cysten; die höheren Formen nehmen die Schwärmerbildung nicht auf. Bemerkenswerth ist die Kugelgestalt der Zellen sowie ihr Vermögen, Colonieen durch Theilung nach zwei, endlich drei Richtungen des Raumes zu bilden. Die Chroococcaceen leben meist im süssen Wasser, zum Theil an der Luft und liefern vielfach Flechtengonidien.

Die dritte Nebenreihe der Bacteriaceen liegt in den Chlamydobacteria, welche Scheiden um ihre mit Basis und Spitze versehenen Fadencolonieen

[1]) C. Goebel, Botanische Zeitung 1880, pag. 490.

bilden; die Cystenbildung haben sie verloren, aber dafür vermögen sie ihre Individuen als Schwärmer (resp. Akineten) frei werden zu lassen. An sie schliessen sich von den Cyanophyceen die Chamaesiphonaceen an, gleichfalls mit Basis und Spitze, ohne Cysten. Sie sind Epiphyten und bedürfen als solche bei ihren enger umgrenzten Wohnorten einer Production von zahlreichen Keimen. Sie haben Akineten, welche meist in vergrösserten Zellen (Conidangien) durch wiederholte Theilung entstehen.

In dieser Gegend wäre muthmasslich der Anschluss der Bangiales und damit der Florideen zu suchen.

Die übrigen Familien der Cyanophyceen zeigen keine nähere Beziehung zu den Bacterien, wohl aber bemerkenswerthe eigene Ausbildung namentlich nach der Richtung der Arbeitstheilung zwischen den Zellen hin. Sie besitzen durchweg Cysten (Arthrosporen), zum Theil auch Akineten. Ihre Vermehrung erfolgt hauptsächlich in Kleincolonieen (Hormogonien). Durch diese, welche activ beweglich sein sollen (?), schliessen sie an die Oscillatoriaceen an, welche sich gleichfalls durch Hormogonien vermehren. Die Beziehungen einzelner Gattungen *(Nostoc)* zu den Chroococcaceen sind wohl rein äusserliche.

Hierher gehören die Nostocaceen, Scytonemataceen, Stigonemataceen, Rivulariaceen, Camptotrichaceen. Sie sind zum kleinsten Theil Meeresbewohner; die Mehrzahl der Arten lebt im süssen Wasser, viele sogar an der Luft, wo sie an feuchten Orten sehr stattliche Colonieen bilden können oder im Verband mit Flechtenpilzen geradezu zu Xerophyten werden.

In ihnen erreicht die Schizophytenreihe ihre höchste Entwickelung und ihren Abschluss.

IV. Phytosarcodina.

Sonderstellung der „Schleimpilze" im Pflanzenreich; pag. 183. — Provisorische Feststellung des Umfanges und der Kennzeichen der Sarcodinen; pag. 185. — Ableitung der Sarcodinen von den Flagellaten; pag. 187. — Die Nahrungsaufnahme der Sarcodinen im Verhältniss zu derjenigen der Flagellaten; pag. 191. — Zellenorganisation der Sarcodinen; pag. 197. — Specielle Characteristik der Zoosarcodinen im Gegensatz zu den Phytosarcodinen; pag. 200. — Die besonderen Charactere der Phytosarcodinen erweisen sich als Ausdruck der Anpassung an das Leben ausserhalb des Wassers; pag. 203. — Innere Gliederung der Phytosarcodinen, revidirte Umgrenzung derselben; pag. 209.

Wenn man den Ausdruck „Pflanzenreich" in dem bildlichen Sinne versteht, der ihm ursprünglich zu Grunde liegt, und die Klassen und Ordnungen der Pflanzen mit Provinzen und Landschaften vergleicht, so bildet die Gruppe der sogenannten Schleimpilze ein Territorium von ganz eigenem Character, ein Lehen. Weiss man doch seit längerer Zeit, dass die Schleimpilze, welche früher zu den Gasteromyceten gezählt wurden, mit den Pilzen und überhaupt mit den Pflanzen nur rein äusserliche Uebereinstimmungen zeigen „etwa wie jene zwischen Vögeln und beflügelten Insecten" [1]).

[1]) A. de Bary, Vgl. Morphologie der Pilze etc., pag. 478.

Man ist sich darüber einig, dass die Verwandtschaft der Schleimpilze ausschliesslich im Thierreich, in der Protozoenklasse der Sarcodinen zu suchen ist, und so wäre es logisch, die Schleimpilze als — pflanzenähnliche — Thiere aus dem Bestande des Pflanzenreiches auszuschliessen. In der That ist das auch von botanischer Seite mehrfach versucht, und selbst in den Bezeichnungen „Mycetozoen", „Pilzthiere" ist die Scheidung zum Ausdruck gebracht worden. Doch die Zoologie hat den abgeirrten Stamm nicht reclamirt und den Botaniker lockt zum Studium der Schleimpilze der hohe Grad biologischer Uebereinstimmung, welche sie mit den echten Pilzen zeigen. Gleiche Lebensaufgaben haben in beiden Gruppen zu einer wenn auch nur äusserlichen, doch überraschenden Gleichheit des Aufbaues geführt, die es wohl erklärlich erscheinen lässt, wenn man — noch ohne genauere Kenntniss der Entwickelungsgeschichte — einzelne Myxogasteres mit Gasteromyceten, *Ceratiomyxa porioides* mit Polyporeen *(Poria), Dictyostelium mucoroides* mit Mucoraceen verwechselt hat. Mehr als ein solches, nur historisches Interesse, gebührt bei dem Studium des genetischen Systems den Convergenzerscheinungen, die in den durchaus pilzähnlichen Fruchtbildungen der Schleimpilze gegeben sind. Für die richtige Beurtheilung und Würdigung dieser Gebilde fehlt es der Zoologie aus ihrem Gebiet an Vergleichen, welche nur das Pflanzenreich liefern kann. So mag es denn gerechtfertigt erscheinen, wenn die Botanik die Schleimpilze als ein Lehen betrachtet, das dem Pflanzenreich vom Thierreich gegeben ist.

Die Bezeichnung Schleimpilze oder Myxomycetes, welche auch noch in den Engler-Prantl'schen Natürlichen Pflanzenfamilien Aufnahme gefunden hat, wird offenbar unsern Anschauungen über die Stellung der Klasse nicht gerecht, und schlimmer als das, sie ist geeignet, falsche Vorstellungen zu erwecken, ähnlich wie die unglücklichen Namen Spaltpilze, Spaltalgen, welche aus zwei falschen Componenten gebildet sind. Wettstein nennt unsere Reihe „Myxophyta"; der Name empfiehlt sich wegen seiner Kürze mehr als der nachträglich in den Natürlichen Pflanzenfamilien eingeführte „Myxothallophyta"; practisch werthvoll erscheint auch seine Conformität mit den übrigen Reihennamen Wettsteins[1]), und ich möchte glauben, dass er sich einbürgern wird; für die vorliegenden Studien verwende ich ihn nicht, weil er das eigenthümliche Verhältniss der Klasse zu den Thieren garnicht zum Ausdruck bringt. Umgekehrt scheint mir de Bary's Bezeichnung „Mycetozoa" diese Beziehungen fast zu sehr zu betonen; trotzdem würde ich sie acceptiren, wenn sie nicht jetzt meist in dem Sinne gebraucht würde, welchen Zopf[2]) ihr gegeben hat und welchen ich nicht für richtig halte. So mag denn die Reihe mit einem neuen Namen belegt und in Anlehnung an die Phytoflagellata als „Phytosarcodina" bezeichnet werden. Es soll in diesem Wort zum Ausdruck kommen, dass wir es mit einer pflanzenartigen Reihe des Sarcodinenstammes zu thun haben.

* * *

---

[1]) Schizophyta, Zygophyta, Enthallophyta, Phaeophyta, Rhodophyta, Cormophyta; R. von Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik I, pag. 45.

[2]) W. Zopf, Die Pilzthiere oder Schleimpilze, Encyclopädie der Naturwissenschaften, Breslau 1885.

Die Hauptmasse der Phytosarcodinen nach der Zahl der Gattungen (46) und Arten (cc. 400) machen die Myxogasteres aus, Bewohner faulender Vegetabilien, in welchen die Reihe auch ihre Culminationspunkte erreicht. Als niedrigere Stufe gliedern sich ihnen die mistbewohnenden Acrasieen mit circa 10 weit divergirenden Arten an. Eine dritte Familie, Phytomyxinae, umfasst einige Parasiten, meist in den Zellen von Landpflanzen lebend [1]). Als niedere Mycetozoen zog Zopf ferner die Familien der Vampyrelliden und Pseudosporeen als Monadineae azoosporeae und zoosporeae [2]) in den Kreis hinein; ihr Verhältniss zu den übrigen Gruppen soll unten genauer erörtert werden. Auszuschliessen sind die vermuthungsweise den Phytosarcodinen angegliederten Coccidien, Haemosporidien, Myxosporidien und Sarcosporidien, welche sämmtlich zu der thierischen Klasse der Sporozoa gehören.

Stellen wir den Phytosarcodinen nunmehr ihre Reihengenossen aus dem Thierreich gegenüber, wobei wir wiederum mit den höchsten Formen beginnen.

Da sind zunächst die Radiolarien zu nennen, ausgezeichnet durch im Allgemeinen kugelige riesengrosse Zellen von höchster innerer Differenzirung. Der Zellkern liegt umgeben von einem Theil des Cytoplasten in einer durchbrochenen Kapsel, dem Haupt- und Mittelstück eines intracellularen Skeletts, wie es für so grosse Zellen unumgänglich nothwendig erscheint. Das kernlose Aussenplasma, meist von Kiesel- oder Chitinstrahlen gestützt, wird aussen von einer Schleimhülle umgeben, durch welche feine, nicht zur Anastomosenbildung neigende Pseudopodien allseitig ausstrahlen. Die Formen sind von grosser Mannigfaltigkeit, bald wunderbar regelmässig, bald von freierer, doch nicht minder ästhetisch wirkender Anordnung. Die einzelne Zelle, der Leib der Protisten, erreicht in den Radiolarien ihre höchste Ausbildung, an welcher nur die wenigen coloniebildenden Arten (Polycyttaria) mit Einzelthieren, deren Skelett einfacher gebildet ist oder ganz fehlt, nicht Antheil nehmen. Alle Radiolarien sind marin.

Die Heliozoen sind im Ganzen ähnlich, jedoch kleiner und einfacher gebaut. Vielen fehlt ein Skelett völlig, andere besitzen ein solches von geringer Ausbildung, dafür sind ihre Pseudopodien vielfach durch Axenfäden versteift. Die Abgrenzung des kernhaltigen Binnenplasma ist nur angedeutet, oder eine Mehrzahl von Kernen ist im ganzen Körper zerstreut. Sie sind vorwiegend Süsswasserbewohner.

Die Rhizopoden, welche wieder fast ausschliesslich marin sind, umfassen wie die Radiolarien ausserordentlich grosse Zellenthiere; nur einige kleinere Formen entbehren fester intracellularer Stützen, die grösseren haben Kammerskelette meist von der Form der Ammonitengehäuse aus Chitin, Sand oder Kalk. Die Pseudopodien sind fädig, befinden sich ständig in Um-

[1]) Hierher ist in den Natürlichen Pflanzenfamilien auch unberechtigter Weise *Bacillus radicicola* (*Phytomyxa Leguminosarum* [Frank] Schröter) gestellt worden.
[2]) W. Zopf, l. c.

bildung und neigen stark zur Verschmelzung, welche ausgedehnte plasmatische Netze liefert. Diese dienen wesentlich der Nahrungsaufnahme, vermögen jedoch auch, wenn eine feste Unterlage gegeben ist, eine langsame kriechende Bewegung zu bewirken. Die grösseren Arten werden im Alter mehrkernig.

Der Rest der Sarcodinen, durchweg kleinere Thiere, zerfällt nach der Form der Protoplasmafortsätze in zwei Abtheilungen: die höherstehenden Filosa, stets beschalt, nie mit innerem Skelett, mit spitzen, wenig beweglichen Pseudopodien (Filopodien), die hauptsächlich nutritive Organellen sind, und in die an unterster Stelle stehenden Lobosa, zum Theil ohne Schale und dann sehr klein (Amöben), mit lappigen Pseudopodien (Lobopodien), welche in erster Linie locomotorisch thätig sind. Namentlich die einfacheren Formen sind Süsswasserbewohner.

So vielgestaltig die Sarcodinen sind, so werden sie doch alle durch ein gemeinsames Merkmal von grosser Bedeutung gekennzeichnet, durch die Ausgestaltung der Peripherie ihres Zellenleibes. Diese ist stets in directer Berührung mit dem Wasser, in welches sie Fortsätze der verschiedensten Art, von breiten Lappen bis zu umfangreichen Netzen oder feinen graden Strahlen aussendet. Die Körperoberfläche besitzt ein Vermögen der Formgestaltung, wie es nirgends wieder vorkommt. Auch wo zierliche Schalen den Körper umhüllen, lebt dieser nackt in seinem Gehäuse, das er nur zum Theil ausfüllt. Nur während der Cystenruhe ist die Sarcodine membranumkleidet.

In dieser bemerkenswerthen Oberflächenausbildung weichen die Sarcodinen sehr weit von den Flagellaten ab. Bei diesen sehen wir den Körper in das enge Gewand einer anliegenden Membran geschnürt, er ist compact und formbeständig, wenn auch noch oft metabolisch-contractil *(Euglena)*. Die Lobosa und Rhizopoda machen in Folge ihrer ständigen Contourveränderung den Eindruck des Formlosen, und wenn die Heliozoen und namentlich die Radiolarien wieder bestimmtere Formen zeigen, so sind sie dafür zu activer Beweglichkeit unfähig geworden, sie vermögen bloss zu flottiren, aufwärts und abwärts zu schweben. Eigentliche Schwimmer haben wir unter den Sarcodinen überhaupt nicht; kein Theil ihres Körpers ist geeignet, rasche Ruderbewegungen auszuführen. Die Süsswassersarcodinen sind dagegen gute Kriecher; die bedeutendste Beweglichkeit zeigen die terrestrischen Myxogasteres.

Man hat in den gestaltlosen nackten Amöben die niedrigsten Lebewesen oder primitive Jugendformen aus dem Entwickelungskreis höherer Organismen sehen wollen. Ganz mit Unrecht. Sie sind vielmehr abgeleitete Formen, ja Endglieder einer abgeleiteten Reihe. Ihre Jugendformen haben den scheinbar viel höheren Bau der Flagellaten, den compacten, festgeformten Körper, die anschliessende Haut, die nur den Geisseln den Durchtritt gestattet; in diesen Jugendformen sind die Sarcodinen auch Schwimmer. Es heisst ein grosses Naturgesetz verkennen, wenn man schwimmende Zellenorganismen von kriechenden ableitet. Die ursprüngliche Locomotion des Protisten ist die rudernd-schwimmende, welche nur ein Medium, das Wasser,

voraussetzt; von ihr ist die Kriechbewegung herzuleiten, welche ausser dem Wasser auch der festen Unterlage bedarf. An Schwimmer wie an Kriecher gliedern sich die unbeweglichen Landbewohner an, die typischen Pflanzen, deren Keime ihren Wohnort nur durch passive Bewegungen, durch Aussäung, erreichen. Im Wasser aber kann an die Stelle der activen Bewegung das Flottiren treten; so bei einigen Cyanophyceen, den höheren Sarcodinen, zahlreichen Diatomeen und manchen Algen.

* * *

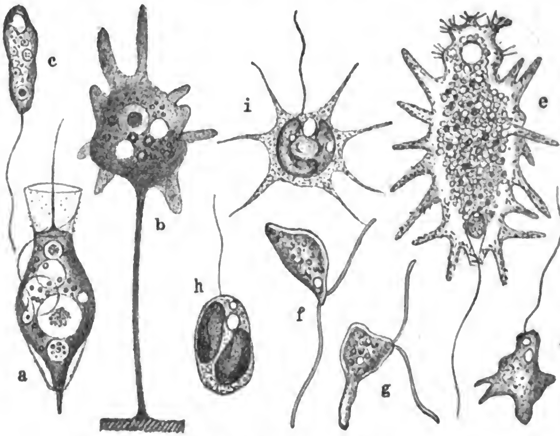
Für die Ableitung der Sarcodinenreihe kommt nach unseren heutigen Kenntnissen nur eine Möglichkeit ernstlich in Frage. Zwar hat man in den Myxobacterien [1]) eine Zwischenstufe zwischen Sarcodinen (speciell Myxogasteres) und Bacterien finden wollen, aber man wird gut thun, erst eine genauere Kenntniss der Organisation dieser gewiss sehr interessanten Objecte abzuwarten. Einstweilen ist jedenfalls zu betonen, dass die Ableitung der Sarcodinen von den Bacterien oder sonstigen Schizophyten den Thatsachen nicht gerecht wird, dass die Sarcodinen wohlausgebildete Zellkerne und flagellatenartige Jugendformen besitzen. Diese allein geben einen unzweideutigen Hinweis auf die Phylogenie der Reihe. Andererseits giebt es auch unter den Flagellaten einige gut bekannte Formen mit grosser Sarcodinenähnlichkeit, welche also mit dem gleichen Recht wie die Myxobacterien als Zwischenformen gedeutet werden dürfen. Werfen wir zunächst auf diese einen Blick.

Eine Anzahl von typischen Flagellaten vermag neben den Cilien auch Pseudopodien zu bilden. Der Vorgang, welcher unzweifelhaft für verschiedene Arten verschiedene Bedeutung besitzt, verläuft keineswegs gleichmässig. Bei den Monosigeen ist der Körper nur von einer plasmatischen Haut umkleidet, welche doch immerhin genügende Elasticität und Festigkeit besitzt, um der Zelle eine bestimmte Form zu verleihen und am Scheitel den für die Familie characteristischen hohen Kragen bildet (Figur 1, a). Unter Umständen zieht *Codonosiga Botrytis* den Kragen ein und bildet nach allen Seiten ausstrahlende Lobopodien (Figur 1, b). Es scheint, dass diese in den Dienst der Nahrungsaufnahme treten; sicher sind sie nicht Bewegungsorganellen, da *Codonosiga* auf einem Stiel festsitzt. — Bei der nahe verwandten *Monosiga ovata* ist ähnliches beobachtet worden, doch handelte es sich hier vielleicht um abnorme Formgestaltung, die dem Absterben vorausging.

Die Pseudopodienbildung ist ungleich wichtiger für die Pantostomatinae, eine sehr tief stehende Flagellatengruppe. Hier besitzen beispielsweise *Mastigamoeba* und *Cercobodo* zwei Entwickelungsformen, eine typisch flagellatenartige

[1]) R. Thaxter, on the Myxobacteriaceae, a new order of Schizomycetes, Botanical Gazette XVII; Derselbe, further observations on the Myxobacteriaceae, ibidem, Vol. XXIII, und H. Zukal, Ueber die Myxobacterien, Berichte der D. Bot. Gesellsch. Bd. XV.

(Figur 1, c), sowie eine vollkommen amöbenförmige (Figur 1, d und e). In der ersteren sind sie Schwimmer, als Amöben kriechen sie. Die Nahrungsaufnahme erfolgt hauptsächlich (oder nur?) im Amöbenstadium; die stumpf-



Figur 1. Anklänge der Flagellaten an die Sarcodinennatur.
a. *Codonosiga Botrytis* Stein. b. Dieselbe nach Einziehung der Geissel und des Kragens und Ausbildung der Lobopodien. c, d. *Mastigamoeba invertens* Klebs in der Flagellaten- und Amöbenform. e. *Mastigamoeba aspera* F. E. Sch. f, g. *Heteronema* spec., Bildung eines Lobopodium. h, i. *Chrysamoeba radians* Klebs. Die dunklen Inhaltskörper sind die Chromatophoren. (a und b nach Francé, c, d, h, i nach Klebs, e nach F. E. Schulze, f, g nach Penard.)

lichen Pseudopodien umfliessen die Nahrung und ziehen sie an irgend einer Stelle in den Körper hinein. Andere Pantostomatinae (Figur 3, c) besitzen dünne, starre, durch einen Axenfaden gefestigte Pseudopodien (sog. Axopodien der Zoologie), wie solche für die Heliozoen characteristisch sind.

Auch bei höher stehenden Flagellaten mit fester Wand fehlt die Pseudopodienbildung keineswegs, nur dass nun der Austritt der Lobi auf bestimmte, wohl immer präformirte Stellen der Membran beschränkt bleibt. So bei *Heteronema,* das meist, wie die ihm verwandten Euglenen, unter metabolischen Contractionen kriecht, seltener frei schwimmt. Penard sah hier die Membran sich mit einem runden Loch öffnen, aus welchem ein wurstförmiges Lobopodium hervortrat (Figur 1, f und g), um sich später wieder in die Hülle zurückzuziehen [1]).

[1]) Nach Senn, Flagellata, in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien I, 1 a, pag. 182.

Von den amöbenähnlichen Flagellaten ist am bekanntesten die Chrysomonadinee *Chrysamoeba radians*, deren eiförmiger Flagellatenleib sich durch Austritt und Umfliessung von Cytoplasma in eine morgensternartig ausstrahlende Kugel verwandeln kann (Figur 1, h und i). Der Process, welcher sich hier in der Ontogenie noch leicht vollzieht, dürfte sich ähnlich in der Phylogenie der Sarcodinen abgespielt haben.

Wir wollen jedoch solchen Sarcodinen-Aehnlichkeiten einiger Flagellaten kein zu grosses Gewicht beilegen. Ist es doch denkbar, dass sie nur der Ausdruck einer Convergenz sind. Nur im ausgebildeten Zustand nehmen Flagellaten Amöbenform an, und, wo wir den Nutzeffect dieser Umwandlung kennen, beruht er darin, dass die Pseudopodien entweder die Locomotion übernehmen — sie mögen bei ihrem derben Bau unter Umständen leistungsfähiger sein als die Geisseln —, oder dass sie die feste Nahrung greifen, was die Cilien nicht vermögen. In beiden Fällen wirken Bedürfnisse des Lebens auf die Erscheinung ein, und sie mögen die Grundformen wohl beeinflussen können.

Ganz anders steht es aber mit einer zweiten Serie von Thatsachen, auf welche wir die Ableitung der Sarcodinen von den Flagellaten stützen, nämlich mit den schon erwähnten geisseltragenden Jugendformen der Sarcodinen selbst. Wir stehen zwar keineswegs auf dem Standpunkt des „biogenetischen Grundgesetzes“, nach welchem die Ontogenie das nur verkürzte Bild der Phylogenie darstellt. Vielmehr müssen wir wohl annehmen, dass solche phylogenetische Reminiscenzen, welche in der Ontogenie hinderlich sein oder schädlich wirken würden, durch den Kampf ums Dasein glatt ausgemerzt werden, so wie umgekehrt atavistische Charactere der Jugendformen, wenn sie eminent practisch sind, gewiss auch noch der Weiterbildung — cum grano salis — unterliegen können. Aber andererseits ist doch ersichtlich, dass die äusseren Factoren auf die Jugendformen weniger einwirken, als auf den voll ausgebildeten Körper, zumal wenn erstere nicht zu selbständiger Ernährung genöthigt oder nur von kurzer Dauer sind, oder endlich, wenn sie überhaupt nur selten auftreten, die Species also von den Eigenschaften, zum Beispiel von der vortheilhaftesten Construction der Jugendformen, keinen ausgiebigen Gebrauch macht.

Diese Kriterien treffen bei den Sarcodinen zu. Ihre Flagellatenstadien sind im Allgemeinen nicht zu selbständiger Nahrungsaufnahme befähigt (— einige Ausnahmen werden unten besprochen werden —), sie treten im Ganzen auch nur äusserst selten auf, ja, sie sind von der grossen Mehrzahl der Arten überhaupt noch nicht bekannt. Nur bei den Pseudosporeen und den Phytosarcodina treten sie regelmässig auf, besitzen hier aber nur eine Dauer von einigen Stunden, während die Gesammtentwickelung vielleicht ebensoviele Wochen erfordert.

Wir können natürlich nicht behaupten, dass allen Sarcodinen ein flagellatenartiges Jugendstadium zukommt. Zur Zeit kennen wir dasselbe nur für einzelne Vertreter der obengenannten Familien thierischer Sarcodinen,

so für *Paramoeba* unter den nackten Amöben, für *Trichosphaerium* unter den Schalenamöben, für *Hyalopus* unter den Filosa, für *Polystomella* unter den Foraminiferen; bei den Heliozoen und Radiolarien sind Schwärmer häufiger nachgewiesen worden [1]).

Die Pseudosporaceen besitzen zwar allgemein Schwärmer, doch sind diese meist von geringer Beweglichkeit; ehe sie die Geissel verlieren, können sie schon zu der typischen Kriechbewegung der Amöben übergehen. Ganz ähnliches beobachtet man oft bei den Myxomyceten. Es liesse sich denken, dass das Flagellatenstadium unter bestimmten Verhältnissen ohne wesentlichen Nutzeffect wäre; dann könnte es leicht verloren gehen. In der That scheint es bei den Vampyrellen, die wohl als Amöben die bemerkenswertheste Agilität zeigen, vollständig unterdrückt zu sein; auch für *Amoeba Proteus* wurde festgestellt, dass ihre kleinen Vermehrungskeime mit Ueberspringung des Flagellatenstadiums direct als Amöben frei werden [2]).

Geisseln oder, genauer, den Geisseln sehr ähnlich gebildete rudernde Pseudopodien giebt es bei einzelnen Sarcodinen auch im ausgewachsenen Zustand. So bei dem schwimmenden Heliozoon *Myriophrys paradoxa;* zwischen den langen typisch gebauten Axopodien stehen kürzere spielende Geisseln in grosser Zahl [3]).

Sehr bedeutungsvoll ist, wie hier eingeschaltet werden mag, die Entdeckung geisseltragender Individuen (Microgameten) bei einzelnen Sporozoen; diese gliedern sich dadurch deutlich an die Sarcodinen und mit diesen an die Flagellaten an. Wir deuteten oben (pag. 147) die Möglichkeit an, dass die Sporozoen einem Theil der Pilze, nämlich gewissen Chytridiaceen, nahe ständen. Die Sporozoen haben allerdings zum Theil (Coccidien) habituell mancherlei mit den hautlosen Chytridiaceen übereinstimmendes, doch darf auf diese Aehnlichkeiten deshalb kein grosses Gewicht gelegt werden, weil sie Formcharactere betreffen, die unter dem Einfluss der endoparasitischen Lebensweise stehen. Wenn wir nun die Sporozoen in ihrer phylogenetischen Entwickelung soweit fortgeschritten sehen, dass sie bloss noch in den männlichen Gameten Reminiscenzen an die Flagellaten zeigen, so stehen sie jedenfalls höher als die Chytridiaceen mit ihren begeisselten Planosporen [4]). Ausserdem scheint die den Chytridiaceen ja meist verloren gegangene Sexualität in der Copulation mittels eines Befruchtungsschlauches (Oomycetentypus) bestanden zu haben (Polyphagus; die von C. Fisch angeblich gefundene Isoplanogameten-Verschmelzung ist nicht recht wahrscheinlich). Es scheint somit, dass keine genetischen Beziehungen zwischen den Sporozoen und den Chytridiaceen bestehen und sich ihre Verwandtschaft auf die gemeinsame Abstammung von den Flagellaten beschränkt.

Auch unter den Infusorien oder Ciliaten sind einige flagellate Arten bekannt geworden (*Maupasia, Monomastix*). Hier liegt es wieder nahe, die Geisselbildung als atavistische Erscheinung aufzufassen, welche auf die Flagellaten als Ahnen der Infusorien hinweist.

---

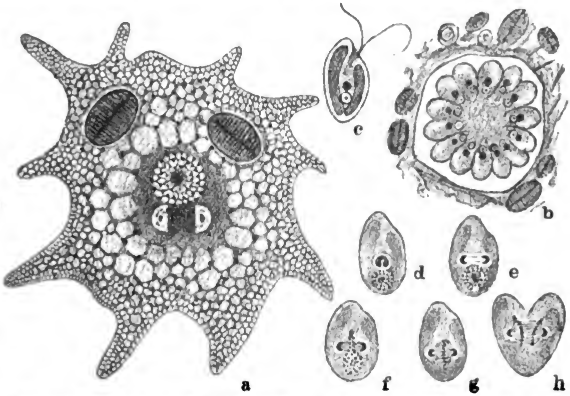
[1]) A. Lang, Lehrbuch der Vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere, II. Aufl. Protozoa, 1901.

[2]) Nach A. Lang, l. c. pag. 47.

[3]) Nach A. Lang, l. c. pag. 120.

[4]) Vgl. oben pag. 177.

Paramoeba Eilhardi (Figur 2), eine nackte marine Amöbe, bildet nach Schaudinn[1]) im encystirten Zustand eine grössere Anzahl von Vermehrungskeimen. Diese gleichen so vollkommen gewissen Flagellaten



Figur 2. *Paramoeba Eilhardi* Schaudinn. a. Amöbe mit kugeligem Kern, ovalem Nebenkern und zwei gefressenen Diatomeen im wabigen Plasma. b. Cyste, umlagert von Nahrungsresten; typische Zerfallstheilung. In den einzelnen Abschnitten je ein Derivat des Nebenkerns (dunkel) und ein kleiner Hauptkern. c. *Cryptomonas*-artiger Schwärmer mit Kern (hell) und Nebenkern (dunkel), mit zwei wurstförmigen Chromatophoren, Cytostoma und Cilien. d bis h. Vermehrung der Flagellatengeneration; der Nebenkern (dunkel gehalten) geht bei der Theilung voraus und bildet die Centralspindel. (Nach F. Schaudinn l. c.)

(Gattung *Cryptomonas*), dass man sich wohl fragen darf, ob nicht einige der uns weniger bekannten Flagellaten in Wirklichkeit nur Jugendformen von Sarcodinen sind? Die *Paramoeba*-Schwärmer vermehren sich nämlich auch ganz nach Flagellatenart durch Längsspaltung, ehe sie zu Boden sinken und sich wieder zu Amöben umgestalten. Hier können wir also, genau genommen, nicht mehr von Jugendstadien sprechen, sondern es liegt uns vielmehr eine Art von Generationswechsel vor. Aehnliche Verhältnisse bestehen bei *Pseudospora parasitica*.

* * *

Wenn nach der Entwickelungsgeschichte die Ableitung der Sarcodinen von den Flagellaten geradezu geboten ist, so scheinen beide Gruppen wieder in ihrem Ernährungsmodus, speciell in der Art, wie sie feste Nahrung auf-

[1]) F. Schaudinn, Ueber den Zeugungskreis von *Paramoeba Eilhardi*, Sitzungsberichte der Kgl. Preuss. Acad. d. Wissensch. 1896.

nehmen, weit von einander abzuweichen. Es lässt sich aber zeigen, dass auch die grossen Unterschiede, welche zwischen der Nahrungsaufnahme etwa eines Flagellaten mit thierischer Lebensweise und einer Foraminifere mit ihrem Plasmanetz bestehen, durch mancherlei Zwischenformen ausgeglichen werden und schliesslich nur als Variationen des nämlichen Typus erscheinen. Da wir besondere Einrichtungen zur Aufnahme gelöster organischer Nahrung nicht kennen, so versteht es sich ohnedies von selbst, dass wir die von solchen lebenden Flagellaten und Sarcodinen nicht in Gegensatz zu einander treten sehen. In der autotrophen Assimilation liegt endlich auch keine Schwierigkeit für die Ableitung, denn wie schon zahlreiche Flagellaten diese unter bestimmten Bedingungen oder dauernd aufgeben, so giebt es andererseits auch noch Sarcodinen mit Chromatophoren. Lauterborn beschrieb eine Filose, *Paulinella chromatophora,* offenbar nahe verwandt mit *Euglypha alveolata,* welche an ihrem gefelderten Gehäuse eine so enge Mündung bildet, dass zwar die langen Filopodien austreten, nicht aber Amöbennahrung, d. h. gefangene Diatomeen, hineingezogen werden können. Dafür besitzt *Paulinella* zwei grosse, wurstförmige Chromatophoren von blaugrüner Farbe und ernährt sich also wohl holophytisch[1]). Die Schwärmer der wiederholt erwähnten *Paramoeba Eilhardi* besitzen gelbbraune Chromatophoren und bilden — gewiss durch Photosynthese — Stärke[2]). — Wir wollen an der Hand dieser bemerkenswerthen Thatsachen nochmals darauf hinweisen, dass es durchaus nicht angängig wäre, die Flagellatencharactere der Sarcodinen als Convergenz zu deuten. Wir müssten dann ja annehmen, dass die Organe zur Photosynthese in der Sarcodinenreihe selbständig aufgetreten wären. Das ist aber durchaus unwahrscheinlich. Die Befähigung zur Photosynthese ist gewiss nur ein einziges Mal primär aufgetreten, nämlich in der Reihe, in welcher überhaupt alle Grundeigenschaften der Zelle entstanden sind, in derjenigen der Schizophyten. Die photosynthetische Assimilation der Flagellaten ist schon ein Erbtheil, wenn auch zugleich ein wesentlich weiter ausgebildetes, von den Schizophyten. Wie bei diesen die Chlorophyllassimilation nur eine von verschiedenen Möglichkeiten, nicht einmal die bevorzugte, darstellt, so ist auch noch bei den Flagellaten die Präponderanz des Chlorophylls gegenüber anderen assimilatorisch wirksamen Pigmenten wenig ausgeprägt; blaugrüne, rothe und braune (gelbe) Chromatophoren kommen noch vor und werden auf die Sarcodinen, Diatomeen, Phaeophyceen vererbt. Eine der chlorophyllgrünen Gruppen erhebt sich aber weit über die übrigen Flagellaten, die Volvocaceen. Der Sieg der Chlorophyllassimilation ist schon hier entschieden.

Offenbar ist das Amöbenleben der photosynthetischen Ernährung nicht günstig. Sollen die Sarcodinen ans Licht hervorkommen, um zu assimiliren,

---

[1]) Nach A. Lang, l. c. pag. 130, wo auch Abbildung der *Paulinella.*

[2]) Die diesen Schwärmen täuschend ähnlichen Flagellaten aus der Gattung *Cryptomonas* haben gleichfalls gelbbraune oder auch chlorophyll- bis spangrüne Chromatophoren, während die nahe verwandte *Rhodomonas* florideenrothe besitzt.

so ist ihre an feste Unterlagen gebundene, langsame Bewegungsart wenig geeignet; ausserdem könnten sie am Licht kaum von ihrer exquisiten Fähigkeit Gebrauch machen, den Schlamm auf Nahrung durchzusuchen. Dies mag erklären, weshalb die Sarcodinen in ungleich grösserem Umfang metatroph sind als die Flagellaten.

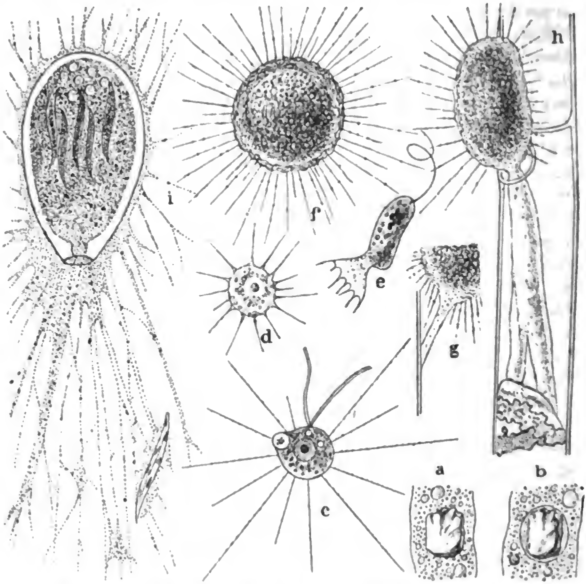
Wenn die Zellenindividuen zahlreicher Protozoen feste Nahrung aufnehmen, so wird dieselbe stets in besonderen Hohlräumen des Protoplasmakörpers, sog. Verdauungsvacuolen, untergebracht. Der Eintritt eines ungelösten Körpers in das Cytoplasma bewirkt selbst, wie Pfeffer[1]) erwiesen hat, mindestens dann, wenn er im Zellsaft löslich ist, die Bildung einer Vacuole, d. h. einer den Cytoplasten von seinem Ingestum trennenden Hyaloplasmamembran (Figur 3, a und b). Diese ist principiell gleichzusetzen den Eiweissmembranen, welche nackte Zellen umgeben, und welche bei traumatischer Blosslegung des Körnchenplasmas alsbald aus diesem heraus regenerirt werden[2]). Die Art der Nahrungsaufnahme in das Protoplasma selbst ist also für alle Zellen (— wir haben hier nur die Protisten im Auge —) die gleiche; es besteht thatsächlich nur eine osmotische Aufnahme gelöster Stoffe durch eine Hyaloplasmahaut, gleichgültig, ob das die Zelle umgebende Medium das Lösungsmittel darstellt, also eine Nährlösung vorliegt, oder ob feste Nahrung in den Bereich der Zelle oder endlich in Hohlräume derselben eingelagert und hier löslich gemacht wird.

Der physiologisch absolut gleichförmige Act kann jedoch biologisch sehr verschieden ausgestaltet werden. Zunächst in der Richtung, dass die Verdauungsvacuolen nicht zu dem jedesmaligen Gebrauch um die aufgenommenen Nahrungskörper neu gebildet werden, sondern dauernd bestehen oder schon vor der Aufnahme gebildet werden. Alsdann muss die Nahrung die Vacuolenwand passiren, um in die Vacuole zu gelangen. Zu Zwecken dieses Durchtrittes können besondere Einrichtungen getroffen werden. Die Vacuolen können dicht unter der hyaloplasmatischen Körperdecke liegen, sodass der Weg des Nahrungskörpers möglichst verkürzt wird, ja, die Vacuolenwand ist vielfach in Berührung mit der Körperwand, und wir dürfen annehmen, dass an der Berührungsstelle thatsächlich nur eine gemeinsame Hyaloplasmamembran vorhanden ist; wie ja auch bei der Excretion unverdauter Reste die Nahrungsvacuole sich nicht nur nach Aussen öffnet, sondern gradezu ausstülpen kann, wobei dann die Vacuolenwand direct zur äusseren Körperwand wird. Eine höhere biologische Stufe wird dadurch repräsentirt, dass die Nahrungsvacuolen nicht an einer beliebigen Stelle der Körperwandung (Figur 3, c) angelagert sind, sondern einen bestimmten Ort einnehmen, denjenigen nämlich, wo die grösste Wahrscheinlichkeit einer Berührung des

[1]) W. Pfeffer, I. Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper; II. Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, Abhandl. der math.-physikal. Klasse der Sächs. Gesellsch. der Wissenschaften, XVI, 1890.

[2]) Pfeffer, l. c.

Körpers mit seiner festen Nahrung besteht. Diese Wahrscheinlichkeit kann vergrössert werden, wenn etwa der Körper sich in bestimmter Richtung bewegt oder im Wasser einen Strudel erzeugt; in beiden Fällen wird die



Figur 3. Aufnahme fester Nahrung durch Sarcodinen und Flagellaten.
a. Aufnahme eines Asparaginkrystalls in ein Plasmodium von *Chondrioderma*. b. Bildung einer Nahrungsvacuole um den sich lösenden Krystall. c. Ein pantostomatinischer Flagellat, *Dimorpha mutans* Gruber, mit Nahrungsvacuole (links oben). d. Heliozoenartige Amöbe von *Pseudospora parasitica*. e. Flagellatenartiger Schwärmer des gleichen Thieres, hat sich wurstartig gestreckt und einen Fresstrichter gebildet; im Inneren dunkle Nahrungsreste. f. *Vampyrella Spirogyrae*, schwebend. g. Das gleiche Exemplar, an einem *Spirogyra*faden kriechend (Fragment). h. Ebenso, eine *Spirogyra*zelle aussaugend. i. *Gromia oviformis*, Pleurosigmen fressend.
(a und b nach W. Pfeffer, c nach Penard, d, e, f, g und h Original, i nach M. S. Schulze.)

Berührung mit der Nahrung vorwiegend an einem bestimmten Ort erfolgen; liegt die Vacuole hier, so bezeichnen wir sie als Empfangsvacuole. Vortheilhaft wird es weiter sein, wenn die Vacuole nach Aufnahme der Nahrung von ihrer ersten Stelle fort und in die Tiefe des Zellenleibes rückt, und

am Empfangsort eine neue Vacuole auftritt. Diese Erscheinung finden wir bei vielen Flagellaten und Infusorien. Nicht minder müssen Einrichtungen, welche das Wiederabgleiten der schon berührten Nahrung erschweren, von grossem Nutzen sein. Solche kennen wir in den trichterartigen Kragen der Craspedomonaceen (vgl. *Codonosiga*, Figur 1, a pag. 188), welcher den von der Geissel erzeugten Wasserstrudel in sich aufnimmt, ferner in mund- oder schlundartigen Einstülpungen der Zellen (Cytostoma, Cytopharynx), welche sich bei vielen Flagellaten, stets dicht an der Basis der strudelnden Geisseln, finden, und welche bei den Infusorien in höherer Ausbildung mit nutritiven Cilien und undulirenden Membranen (Einrichtungen zum Fassen und Schlucken der Nahrung) ausgestattet, eine weit verbreitete Erscheinung darstellen.

In dieser Richtung erreicht die Ausgestaltung des Protistenkörpers mit den Infusorien ihren Höhepunkt. Ersichtlich ist dieser ganze Modus der Nahrungsaufnahme an das Vorhandensein eines Wasserstrudels geknüpft, welchen die Ciliaten mit den Cilien ihres Mundfeldes, die Flagellaten mit ihren Geisseln erzeugen. Da aber die Sarcodinen der Geisseln und anderer rasch schwingender Organe entbehren, so bedürfen sie geeigneter Ersatzeinrichtungen.

Bei manchen Amöben *(Amoeba Limax)* findet die Nahrungsaufnahme am vorderen Ende des kriechenden Körpers statt, so auch bei den Myxamöben und Plasmodien der Schleimpilze. Soll die Nahrungsaufnahme ergiebig sein, so setzt dieser Modus eine lebhafte Bewegung des Organismus voraus, zudem eine feste Unterlage. Den weniger beweglichen und den freischwimmenden Sarcodinen sind dagegen Greiforgane unentbehrlich, welche sie in grosser Mannigfaltigkeit bilden.

Den nackten und beschalten Amöben, welche lappige Pseudopodien besitzen, dient ihre ganze freie Körperoberfläche zum Ergreifen der Nahrung; die Pseudopodien biegen sich rasch um den berührten Fremdkörper, umhüllen und umfliessen ihn und ziehen sich dann mit ihm ein. Die Weiterbildung dieses Typus bei den höheren Sarcodinen findet in zwei wesentlich verschiedenen Richtungen statt. Entweder wird die Anzahl der Pseudopodien eingeschränkt, diese selbst aber kräftiger und beweglicher gemacht, oder die Organismen verzichten auf die Anlage compacter Greiforgane und legen statt dessen Angeln (Netze) aus; im letzteren Fall wird es vortheilhaft sein, wenn die Fangapparate möglichst allseitig den Körper umgeben.

Localisirte Greiforgane bilden namentlich die Pseudosporeen und Vampyrelliden aus. *Pseudospora parasitica,* ein Endoparasit der *Spirogyra* (Figur 3, d), hat ein verhältnissmässig lange dauerndes Flagellatenstadium; in diesem vermögen seine nur träge beweglichen Schwärmer zu fressen und sich durch Zweitheilung zu vermehren. Die wohl eben erst in eine *Spirogyra*zelle eingedrungenen Schwärmer zeigen an einer Stelle ihres sonst scharf contourirten Körpers plötzlich ein mattglänzendes Aussehen, und alsbald tritt an diesem Ort das Binnenplasma bruchsackartig vor, um unmittelbar darauf in spitze Filopodien auszusprossen (Figur 3, e). So entsteht in wenigen

Secunden ein Gebilde, das man als Fresstrichter bezeichnen kann, derselbe presst sich mit seiner weiten Mündung an einen Ballen des contrahirten *Spirogyra*-Cytoplasten an, umklammert ihn und zieht sich mit ihm zurück; nach einigen Augenblicken ist nicht einmal die Stelle kenntlich, an welcher der Fresstrichter ausgetreten war. Der eingeschluckte Protoplasmaballen wird auf mehrere Verdauungsvacuolen des immer noch cilientragenden Schwärmers vertheilt und unter Bräunung des Chlorophylls ausgesogen; unverdaute Reste gelangen aus den sich umstülpenden Vacuolen endlich wieder nach aussen. — Der Fresstrichter ist aber offenbar nicht mit der gleichen derben Hyaloplasmamembran bekleidet, wie der Rest des Schwärmerkörpers; vielmehr gewann ich die Ueberzeugung, dass dem Hervortreten des Greiforganes eine locale Zurückziehung der resistenten Ectoplasmahaut voranging. Danach möchte ich die zarte Aussenschicht des Fresscylinders als „Endoplasmahaut“ etwa einer nach Aussen vorgestülpten Vacuolenwandung vergleichen, gewissermassen also in dem Fresscylinder eine umgekehrte Empfangsvacuole sehen.

Während die *Pseudospora*-Schwärmer während des Fressens noch ihre Cilie führen, die freilich kaum beweglich und zum Heranstrudeln der Nahrung ganz ungeeignet ist, besitzt *Vampyrella Spirogyrae,* die ich gleichfalls beim Fressen beobachtete, überhaupt niemals Cilien. Ihr Körper ist fast kugelig und von einer derben, runzelig-körnigen Membran umkleidet, welche zahlreichen, nach allen Seiten ausstrahlenden äusserst feinen Filopodien den Durchtritt gestattet (Figur 3, f). Diese sind weder bei der Nahrungsaufnahme, noch bei der Bewegung der Amöbe betheiligt, sondern scheinen hauptsächlich als Tastorgane zu dienen. Berührt eine *Vampyrella* mit ihnen einen *Spirogyra*faden, so schmilzt an der der Alge zugewendeten Seite ein kreisrundes Stück des derben Ectoplasma, und ein cylindrisches Pseudopodium mit zartem Contour (Endoplasmahaut) und fast ohne Körnchen tritt hervor, legt sich an die *Spirogyra* an und schleppt den *Vampyrella*körper an derselben entlang (Figur 3, g). An bestimmten Stellen, gewöhnlich dicht neben einer Querwand des Fadens, macht die Sarcodine Halt, das Pseudopodium löst die Wand, soweit sie sie berührt, auf und dringt durch das grosse runde Loch, das sie gebohrt, in die Zelle ein (Figur 3, h). An den sich unter dem Druck rasch contrahirenden *Spirogyra*-Protoplasten legt sich das Pseudopodium, oft in Arme gespalten, an, greift ihn, holt ihn aus seinem Gehäuse heraus und zieht sich mit ihm ein. Der ganze Prozess dauert vom Anbohren an nur einige Secunden und hat kaum ein merkliches Anschwellen der *Vampyrella* zur Folge, vermuthlich weil von der *Spirogyra*zelle nur das Eiweiss, nicht der Zellsaft eingeschlürft wird. Nun streckt sich das Pseudopodium wieder aus und schleppt die *Vampyrella* an dem Faden entlang bis zur nächsten Zelle, die in gleicher Weise behandelt wird. Man findet gelegentlich längere *Spirogyra*fäden, welche jede Zelle genau am gleichen Ort geöffnet und ausgesogen zeigen. — Auch hier nimmt also nicht die ganze Oberfläche, sondern ein aus dieser vortretender Theil des

Innenplasmas, umgeben von einer besonderen Hyaloplasmawand, die feste Nahrung auf.

Das zweite oben angedeutete Mittel zur Gewinnung der Nahrung, das Auslegen von Angeln oder Netzen, ist schon bei den Filosa zu beobachten, besonders aber für die höheren thierischen Sarcodinen characteristisch und am auffallendsten bei den Foraminiferen ausgebildet. Die grossen marinen Arten flottiren umgeben von einem weit ausstrahlenden Netzwerk von feinen plasmatischen Fäden; in diesen findet ein unaufhörliches Zu- und Abströmen von Körnchenplasma statt. Sobald das Netz einen als Nahrung geeigneten Körper, etwa eine Diatomee, berührt, werden die bis dahin wenig zum Zusammenfliessen neigenden Fäden klebrig und umhüllen die Beute, und während Körnchenplasma von allen Seiten heranströmt, beginnt alsbald die Verdauung; oder es wird zunächst die Beute mit dem sie einhüllenden Plasma in die Schale eingezogen, wenn deren Oeffnung gross genug ist, um die Passage zu gestatten, (so bei der Süsswasser-Foraminifere *Gromia*, Figur 3, i). — Aehnlich erfolgt die Nahrungsaufnahme bei den Radiolarien; auch sie wird durch die Zwischenstufe der Filosa mit derjenigen der Amöben verknüpft.

Somit sind die auf den ersten Anschein stark divergirenden Modi der Nahrungsaufnahme doch eigentlich nur durch ihre Begleiterscheinungen unterschieden, durch Einrichtungen, welche hier den Fang der herbeigestrudelten Nahrung sichern, dort selbst Greifbewegungen auszuführen, oder die Beute an klebrigen Angeln, beziehungsweise in ausgebreiteten Netzen zu fangen gestatten. Dass derartige biologische Merkmale für die Unterscheidung der einzelnen Gruppen sehr werthvoll sein müssen, liegt auf der Hand, doch darf nicht vergessen werden, dass derselbe Organismus sich sehr wohl in seinem Jugendstadium flagellatenartig, und später in der Weise der Amöben ernähren könnte (cfr. *Paramoeba*).

Der Ableitung der Sarcodinen von den Flagellaten liegen also auch auf dem Gebiet der Nahrungsaufnahme keine ernstlichen Schwierigkeiten im Wege.

* * *

Alle Sarcodinen, einschliesslich der pflanzenähnlichen Gruppen, besitzen wohlausgebildete Zellkerne. Dieselben sind allgemein relativ gross, aber substanzarm, sodass sie den Eindruck eines — fast immer kugeligen — Bläschens machen. Die Nucleolen, gewöhnlich in Einzahl im Centrum des Kerns an unsichtbarem Gerüstwerk suspendirt, sind auffallend durch Glanz und Grösse. Die Kerntheilung ist selten eine ganz typische Mitose; gewöhnlich bleibt vielmehr die Kernwand lange oder selbst während der ganzen Dauer der Kerntheilung erhalten. Da gleichwohl die chromatische Figur in normaler Weise gebildet wird, so stellt die Kerntheilung der Sarcodinen ein Mittelding zwischen einer Mitose und einer Durchschnürung dar. Hierin einen besonderen Character der Sarcodinen sehen zu wollen, wäre jedoch unberechtigt; die

vorliegenden Abweichungen von der typischen indirecten Kerntheilung sind vielmehr abhängig von dem Verhältniss der stark ausgebildeten Kernmembran zu dem wenig entwickelten Kerngerüst und zeigen sich auch an den ähnlich gebauten Kernen mancher Flagellaten, ja noch einzelner Algen (z. B. *Valonia*). Sehr verschieden sind dagegen die Kerne der Sarcodinen von denjenigen der Pilze, welche allgemein klein und dicht sind, oft unregelmässige Gestalt und selten auffallende Nucleolen besitzen.

Ausnahmsweise kommt den Zellen der Sarcodinen ein Organ zu, das bei den übrigen von den Flagellaten abgeleiteten niederen Organismen eine grosse Rolle spielt: der Nebenkern. Ein solcher scheint nach Schaudinn's Untersuchungen[1]) in den Zellen der *Paramoeba Eilhardi* eine ähnliche Form und Aufgabe zu besitzen, wie der Nebenkern der Diatomeen; er ist offenbar nichts anderes als eine Vorstufe eines typischen Centrosoma. Mehrere Heliozoen-Arten haben in ihren kugeligen Zellen den Kern in excentrischer Stellung, während das Centrum von einem stark lichtbrechenden Körper mit Plasmastrahlen (Centralkorn) eingenommen wird, der sich bei der Theilung als echtes Centrosoma erweist. Ohne an dieser Stelle auf eine nähere Begründung eingehen zu können, möchte ich hier schon die Vermuthung äussern, dass Nebenkern, Centrosoma, Centralspindel phylogenetische Entwickelungsstufen des gleichen morphologischen Zellenbestandtheiles sind, nämlich einer Abspaltung vom ursprünglich einfachen Kern, eines mechanischen Centrum, das sich neben dem dann wesentlich chemischen Centrum des Hauptkerns findet. Wie die Erscheinung der Nebenkernbildung in der Zygophytenreihe eine grössere Rolle spielt, wie Centrosomen bei den Algen verbreitet sind, aber den Landpflanzen allmählich verloren gehen und bei den Phanerogamen nur noch kaum bemerkbare Spuren hinterlassen haben, soll seinerzeit besprochen werden. Grössere Bedeutung gewinnen die Nebenkerne bei den Thieren, wo sie als Kleinkerne bei den Infusorien (der thierischen Parallele zu den Zygophyten) die grösste Selbständigkeit erhalten, um bei den Metazoen zu Centrosomen oder Centralspindelanlagen, also zu Hörigen des Kerns, herabzusinken.

Ueber das Cytoplasma der Sarcodinen ist dem schon Gesagten wenig mehr hinzuzufügen. Es zeigt manchmal wabigen Bau, gewöhnlich aber ist es dicht und nur von Nahrungsvacuolen durchsetzt. Pulsirende Vacuolen in einfacher Bildung kommen vor, sind aber nicht, wie bei den Flagellaten und Ciliaten, eine regelmässige Erscheinung. Sie fehlen allen endoparasitischen Sarcodinen — wie auch der in toto endoparasitischen Klasse der Sporozoa. Wenn die pulsirenden Vacuolen, wie wir schon einmal andeuteten, die Aufgabe haben, das zu Zwecken der Athmung eingesogene Wasser nach Entnahme des Sauerstoffes aus dem Körper wieder zu entfernen, so hat der Apparat für Endoparasiten wenig Zweck, da diese ihren Sauerstoffbedarf ja

[1]) Ueber den Zeugungskreis von *Paramoeba Eilhardi*, Sitzungsberichte der Kgl. Preuss. Academie der Wissensch. 1896.

auf anderem Wege decken müssen, ebenso wie die Embryonen im Mutterleibe. Aber auch den grossen marinen Sarcodinen fehlen die contractilen Vacuolen, dafür sehen wir eine rhythmische Bewegung des Körnchenplasma, welches in den Filopodien in das sauerstoffreiche Wasser hinausströmt, um dann wieder zum Kern zurückzukehren.

Hier handelt es sich jedenfalls um Beladung von Mikrosomen mit Sauerstoff, welche am Kern oder doch im Binnenplasma wieder reducirt werden, und ganz ähnlich liegen wohl die Verhältnisse auch bei den eingekapselten Zellen der Wasser-Pflanzen, deren Mikrosomen (Physoden) nach Crato's Untersuchungen gleichfalls das Sauerstoffvehikel darstellen[1]).

Von den inneren Skeletten und den Gehäusen der Sarcodinen haben wir hier nicht zu sprechen, da beide ja nur bei solchen Gruppen vorkommen, welche den Phytosarcodina fern stehen. Ueber die stoffliche Zusammensetzung der Membranen der Myxogasteres, ihrer Peridien, Capillitien, Stiele und Cystenwandungen, wissen wir leider nicht viel Positives. Hin und wieder geben diese Membranen Cellulosereaction, so bei den Trichiaceen und Stemonitaceen; gewöhnlich tritt dieselbe nur in den eben gebildeten Wänden ein, was auf eine nachträgliche Imprägnation, ähnlich der Verholzung, hinzuweisen scheint[2]). In anderen Fällen gelang es überhaupt nicht, die Cellulosereaction hervorzurufen, auch nicht nach geeigneter Vorbehandlung der Membranen mit extrahirenden Reagenzien[3]). Die Vermuthung liegt nahe, dass die Wandmasse Chitin enthält, doch konnte Jahn bei *Comatricha obtusata* auch diesen Stoff nicht nachweisen[4]). Das Vorkommen von Cellulose bei den Schleimpilzen würde kaum als ein Pflanzencharacter zu deuten sein, da dies Kohlehydrat sich ja auch bei höheren Thieren noch an der Membranbildung betheiligt; unter den Sarcodinen fand ich noch Cellulosereaction an den Cystenwandungen der *Vampyrella Spirogyrae,* eines Organismus, der keine Pflanzencharactere besitzt.

Auch über die Entstehung der Membranen bei den Phytosarcodina herrscht noch grosses Dunkel. Jahn konnte bei *Comatricha* weder die Angaben Strasburgers für *Trichia*[5]), noch die meinigen für *Physarum leucophaeum*[6]) bestätigen.

* * *

[1]) E. Crato, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus, Band VII. dieser Zeitschrift pag. 524.

[2]) Vgl. E. Jahn, Zur Kenntniss des Schleimpilzes *Comatricha obtusata* Preuss, Festschrift für Schwendener, pag. 292, Berlin.

[3]) E. Jahn, Myxomycetenstudien, Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XIX. pag. 106, 1901.

[4]) E. Jahn, l. c. pag. 293.

[5]) E. Strasburger, Zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax.* Botanische Zeitung 1884.

[6]) F. Rosen, Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen, Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VI, pag. 237.

So zahlreiche Ausnahmen sie auch im Einzelnen erleidet, so gilt doch unzweifelhaft im Ganzen die Regel, dass die zeitlich und systematisch aufeinander folgenden Klassen des Thier- und Pflanzenreiches die Individuengrösse fortlaufend gesteigert haben, bis anscheinend mit dem grossen Klimawechsel unserer Erde, welche eigentliche Wintertemperaturen erst seit dem Tertiär kennt, die Riesenformen sich überlebt hatten und zu Grunde gingen, soweit sie nicht in die Tropen wandern oder unter besonderen Umständen in der gemässigten Zone einzelne Schlupfwinkel fanden (*Sequoia, Taxodium* u. a. m.). Wenn wirklich, wie wir glauben, die Bacterien die ersten Bewohner unserer Erde waren, an welche sich sodann die Flagellaten anschlossen, so giebt uns der Vergleich beider Klassen die Vermuthung an die Hand, dass die ausserordentliche Steigerung der Zellenorganisation, welche die Flagellaten auszeichnet, in festem Abhängigkeitsverhältniss steht zu ihrer den Bacterien gegenüber stattlichen Grössenzunahme. Wir wissen zwar nicht, wie gross die Bausteine der Zelle und ihrer Organellen sind, dürfen aber vermuthen, dass es für ihre Dimensionen eine untere Grenze giebt, welche wohl durch die Grösse der Molekeln bestimmt wird. Jedenfalls scheinen die kleineren Zellen, wie sie einfacher sind, auch aus einer geringeren Zahl von Bausteinen zu bestehen, als die grösseren. Dementsprechend denken wir uns, dass die kleinsten Lebewesen zu weitgehenden inneren Differenzirungen schon aus dem Grunde nicht befähigt sind, weil ihnen hierzu die materielle Grundlage, nämlich eine genügende Anzahl letzter Einheiten, mangelt.

Noch ein zweiter Factor spielt hier mit. Ein grösserer Körper hat nicht nur absolut, sondern auch relativ höheren mechanischen Anforderungen zu genügen, als ein kleinerer. Ein kleines Quecksilberkügelchen wird, um ein einfaches Beispiel heranzuziehen, durch die Schwerkraft kaum deformirt, welche ein grösseres stark abplattet oder selbst zertheilt. Die Zelle kann freilich den Widerstand gegen die Bewegungen des sie umgebenden Medium an ihre Peripherie verlegen, und diese braucht nicht im gleichen Tempo wie die Körpermasse zu wachsen: der wirksame Schutz der Peripherie durch Festigung der äussersten Körperschicht kennzeichnet die Flagellaten und ihre Grössenstufe. Aber es ist ersichtlich, dass, bei der tiefbegründeten Abhängigkeit der Zelle von ihrer Umgebung, auf diesem Wege eine wesentliche weitere Vergrösserung ohne neue Aenderungen im Plan des ganzen Aufbaues nicht erfolgen kann. Denn es würde ja dabei ein immer grösser werdender Theil des Plasmas für die Functionen untauglich werden, welche an die Reibung am Medium (Bewegung) und den Stoffaustausch mit der Umgebung (Athmung und Ernährung) unlöslich gebunden sind.

Es müssen also, soll die Grösse der Zelle ansteigen, Bahnen geschaffen werden, welche auch dem Binnenplasma den Verkehr mit der Aussenwelt ermöglichen. Die Nothwendigkeit derartiger Bahnen lag, allem Anschein nach, bei den kleinen Kugelzellen der Schizophyten (Coccaceen) noch nicht vor, ist doch offenbar kein Theil ihres Körpers so weit von dem umgebenden

Medium entfernt, dass Zu- und Ableitung von Sauerstoff, Nahrung, Stoffwechselproducten erhebliche Schwierigkeiten machen konnten. Aehnlich steht es mit den cylindrischen Schizophytenzellen, welche gleichfalls keine Leitungsbahnen erkennen lassen, während dem längsgestreckten Körper der schon erheblich grösseren Flagellaten ein durch die Länge desselben verlaufendes System genügt. Aber bei der Grössenzunahme, welche auch die niedrigsten Sarcodinen gegenüber dem Durchschnitt der Flagellaten auszeichnet, tritt die Nothwendigkeit radialer Bahnen deutlich hervor. Nur der Limax-Typus der Amöben lässt sie noch nicht erkennen; die mehr kugelförmigen Amöben (z. B. *Amoeba Blattae* nach Rhumbler) zeigen direct förmliche Eruptionen des Binnenplasmas, das seinen „Platz an der Sonne" sucht. *Amoeba radiosa* hat die radiären Bahnen zu normalen Organen, den Pseudopodien, ausgebildet und hat Sternform angenommen. Die Vampyrellen, die Heliozoen verdanken ihren Radiärbahnen ihre Aehnlichkeit mit der Figur einer strahlenden Sonne; die feinen Pseudopodien, oft durch feste Fäden gestützt, sind trotz ihrer scheinbaren Unveränderlichkeit nichts anderes als die Bahnen des lebenden, strömenden Plasmas. Die Radiolarien stützen ihre radiären Plasmaströme mit einem festen Radiärskelett; unregelmässiger, doch nicht minder deutlich, zeigen uns die Foraminiferen das radiäre Zu- und Abströmen des Binnenplasmas.

Es ist sehr auffallend, wie sich die grosse Mehrzahl der stattlicheren Sarcodinenarten der Kugelgestalt nähert. Und doch entwickeln sie sich aus Schwärmern (Gameten) von der polaren Gestalt der Flagellaten. Da möchte man fast glauben, dass ihre radialen Leitungsbahnen mitbetheiligt sind an der Umwandlung der Leibesform bei zunehmender Individuengrösse. Es wäre eine lohnende Aufgabe, diesen Gedanken etwa an der Entwickelungsgeschichte solcher Radiolarien zu prüfen, deren erste Skeletttheile (Centralkapsel), welche von dem noch kleinen Thier gebaut werden, den Radial-(Kugel-)Typus noch nicht zeigen.

Alles in Allem ist die thierische Reihe der Sarcodinen durch eine ihresgleichen suchende Ausbildung der Einzelzelle ausgezeichnet. Nirgends wieder erreicht die Zelle solche Grösse und solche innere Differenzirung, wie bei den Radiolarien. Niemals sonst haben Protisten so grosse und solide Gehäuse zu bauen verstanden, wie die Foraminiferen in den Nummuliten, Orbitolithen, Nodosarien, die zum Theil seit dem Silur auf unserer Erde leben. In den thierischen Sarcodinen erreicht ein Ast des grossen Stammbaumes seinen letzten Höhepunkt, über den hinaus auf dem eingeschlagenen Wege keine weitere Organisationssteigerung möglich war.

Die Erwerbung riesiger und hochcomplicirter Zellen durch die Zoosarcodina hat eine sehr merkwürdige Consequenz, nämlich das Zurücktreten, ja selbst den Verlust der ursprünglichen Vermehrungsweise.

Wir sahen die Bacterienzellen sich nach gehöriger Ernährung zweitheilen, und der gleiche Modus der Vermehrung ist den Flagellaten eigen, nur dass die Theilung entsprechend der Längsordnung der Organellen im spindel-

förmigen Körper längs erfolgt, nicht quer, wie bei den Schizophyten. Demnach dürfen wir erwarten, dass auch für die Sarcodinen die Zweitheilung der vegetativen Zelle die normale Vermehrungsweise darstellen wird, und in der That zeigen die niedriger stehenden Formen diese auch allgemein. Wie in den Zellen der Flagellaten werden auch bei den Amöben vor der Theilung die Organellen, die der Körper nur in Einzahl besitzt, verdoppelt, so bei den Nuda der Kern (resp. auch der Nebenkern, wenn ein solcher existirt); bei den Testacea wird auch ein neues Gehäuse gebildet, bevor die Individuentheilung vor sich geht. Aber unter den grösseren Sarcodinen wird die Zweitheilung immer seltener, offenbar in Zusammenhang mit den wachsenden Schwierigkeiten, welche einer gerechten Theilung so complicirter Organismen entgegenstehen, zumal, wenn diese feste Skelette haben und die Theilung während des activen Lebens (nicht in der Cystenruhe) vorgenommen werden muss. Da sehen wir nun bemerkenswerthe Modificationen der Zweitheilung auftreten: die Knospung und die Theilung ohne Trennung. Die Knospung hat den grossen Vorzug, dass sie an dem in seiner Actionsfähigkeit wenig geschädigten Organismus vor sich gehen kann; sie ist daher für die lebhaften, nimmer ruhenden Infusorien der gegebene Vermehrungsmodus; bei den Sarcodinen ist sie nicht häufig (*Acanthocystis* [Heliozoa] und *Leydenia gemmipara* [Lobosa]). Eine nicht bis zu völliger Isolirung durchgeführte Knospung stellt eine einfache Methode zum Aufbau von Colonieen dar; so bei den Suctoria, aber auch schon bei einzelnen Sarcodinen (der ebengenannten *Leydenia* und den coloniebildenden Radiolarien).

Was wir oben als Theilung ohne Trennung bezeichneten, ist noch ein anderer Vorgang als diese Modification der Knospung. Er besteht in einem ausserordentlichen Wachsthum mit Vermehrung der in Einzahl vorhandenen Theile, d. h. des Zellkerns und eventuell des Skeletts, ohne dass das Zellplasma irgend eine Spur der Theilung erkennen liesse. Dieser Process ist sehr häufig unter den Sarcodinen und namentlich für die grossen Formen der verschiedenen Familien characteristisch. Unter den meist einkernigen Lobosa hat *Amoeba binucleata* sogar stets zwei Kerne, die sich gleichzeitig theilen, besteht also nach unserer Auffassung aus Doppelindividuen. Unter den Vampyrellen ist die grosse *Leptophrys vorax* vielkernig, das kleine *Vampyrellidium* einkernig; unter den Heliozoen hat *Actinophrys* einen, das viel grössere *Actinosphaerium* viele Kerne. Aber die grösste Bedeutung gewinnt diese Erscheinung bei den grossen Foraminiferen mit vielkammerigem Skelett: Kerne und Kammern vermehren sich im Laufe der Entwickelung, ohne dass es zu einer äusserlichen Theilung und Isolirung käme. So können auch die älteren Theile des seiner Natur nach kaum theilbaren Kammerskeletts fortdauernd im Gebrauch bleiben, und gewiss steigt dabei auch die individuelle Lebensdauer sehr erheblich.

In gleichem Maasse wie die Vermehrung durch Zweitheilung seltener wird, tritt ein anderer Vermehrungsmodus in den Vordergrund, die Vieltheilung oder Zerfallstheilung (Conitomie, Sporulation der Zoologen,

Zoosporenbildung pr. p. der Botaniker). Bei der Zweitheilung konnte den Theilstücken ihr Antheil an der plasmatischen Körperdecke (Amoebaea nuda) oder gar je ein Gehäuse mitgegeben werden; bei der Zerfallstheilung, welche stets eine grössere Anzahl von Keimen (mindestens 4) schafft, ist dies nicht möglich. Dafür liegt aber in der Bildung zahlreicher Keime für die Erhaltung der Art ein grosser Vortheil, und denkbar wäre es, dass das mit der Zerfallstheilung gewöhnlich verbundene Zurückgehen auf den primitiven Jugendzustand der Art, das Schwärmerstadium, gleichfalls von Bedeutung wäre. Naturgemäss geht die Organisation der sich vermehrenden Sarcodine während der Zerfallstheilung verloren; das Thier bedarf also für die Dauer des Processes eines besonderen Schutzes. Dieser wird am häufigsten durch eine Cystenwand geliefert, aber die mit Centralkapseln versehenen Sarcodinen führen ihre Zerfallstheilung innerhalb der Centralkapsel und, wenn diese klein ist, nur mit einem Theil ihres Gesammtplasmas aus. Auch die Cysten umfassen gewöhnlich nur einen inneren Haupttheil des Körpers (Merocysten); ausgeschlossen bleibt manchmal eine erhebliche Portion, welche die Nahrungsreste enthält (vgl. Figur 2, b).

Die Zerfallstheilung setzt übrigens schon bei den Flagellaten ein, hier allerdings recht selten *(Codosiga, Euglena)* und noch in wenig typischer Form: sie besteht eigentlich nur in einer Keimung der Cysten mit mehreren, statt mit einem Individuum, d. h. die Cystenruhe ist für die Theilung ausgenützt worden. Ebenso ist es bei den Vampyrelliden und gelegentlich auch bei den Myxogasteres. Unter den übrigen Sarcodinen herrscht dagegen ein bestimmter Typus bei der Zerfallstheilung vor, welcher sich dadurch kennzeichnet, dass nach Theilung und Vertheilung der Kerne (und Nebenkerne) das Protoplasma sich von allen Seiten her um keilförmige Portionen ein- und durchschnürt (Fig. 2, b). Es entsteht so ein sehr characteristisches Bild, das auch bei den Sporozoen wiederkehrt, dagegen nirgends bei echten Pflanzen.

Nur durch Zerfallstheilung, also unter völliger Umgestaltung, sind die Sarcodinen im Stande, „Flagellosporen“, d. h. flagellatenähnliche Schwärmer, zu bilden. Diese übernehmen bei einigen Arten sexuelle Function.

* * *

Wir glaubten, all' dies wesentlich zoologische Détail deswegen so ausführlich behandeln zu sollen, weil es uns zum Verständniss der Phytosarcodina unumgänglich nöthig erscheint. Denn nur unter Berücksichtigung des Zusammenhanges und der Gegensätze zu den Zoosarcodina können wir eine über die landläufige hinausgehende tiefere Einsicht in die Rolle gewinnen, welche die Schleimpilze im System spielen.

Fassen wir zunächst nur die Myxogasteres und ihre Vorstufe (?), die Acrasieen, ins Auge. Trotz grosser Uebereinstimmung in manchen Einzelheiten, führen sie uns doch im Ganzen ein Bild vor, das ausserordentlich

von den Zügen der Zoosarcodina abweicht. Aber das kann ja auch nicht anders sein; denn auf der einen Seite haben wir es mit Lebewesen des Meeres oder doch des süssen Wassers, auf der anderen aber mit terrestrischen Organismen zu thun. Dass das Medium Tracht, Bau und Function beeinflussen muss, liegt ja auf der Hand. Und da wir die Wasserbewohner als die ältere Reihe ansehen müssen, so werden wir die Schleimpilze wesentlich unter dem Gesichtspunkte zu betrachten haben, in wiefern und durch welche Einrichtungen sie sich, im Gegensatz zu ihren Reihengenossen, an den Aufenthalt ausserhalb des Wassers angepasst haben. Und wirklich haben die biologischen Factoren den Schleimpilzen ihre auffallendsten Characterzüge aufgeprägt, obwohl sie noch keineswegs rein terrestrische Organismen sind, sondern während der grösseren Hälfte ihres Lebens durchaus an feuchte Substrate gebunden bleiben.

Gerade hieran muss man sich erinnern, wenn man verstehen will, wie ein Schleimpilz sein Dasein als Schwärmer mit einer Cilie, als Amöbe mit spitzen Pseudopodien beginnen kann. Das Auskeimen der Cyste (Spore) erfolgt eben nur in einer wässerigen Nährlösung, da, wo das Jugendstadium des Schleimpilzes allein Chancen für seine Entwickelung hat. Hier beginnt denn auch alsbald Ernährung und Wachsthum, und zunächst gleicht der junge Schleimpilz völlig einer nackten Amöbe. Nur in einem Punkte nicht: er erreicht nicht ihre Körpergrösse, sondern bleibt in Folge rasch wiederholter Theilungen sehr klein. Seine geringe Grösse befähigt ihn, der mit seiner Organisation ans Wasser gebunden ist, auch an solchen Orten zu leben und zu prosperiren, welche wenig tropfbarflüssiges Wasser führen (faulendes Holz, Lohe, Mist). Sinkt die Wassermenge unter ein gewisses Minimum herab, so encystirt sich die Myxamöbe, wie ihre thierischen Verwandten es unter gleichen Umständen auch thun.

Bei einem Theil der Arten, den Acrasieen, bleibt es bei dem besprochenen einfachen Entwickelungsgang; die höher stehenden Schleimpilze zeigen eine neue Erscheinung. Die im Substrat zerstreuten Amöben sammeln sich und verschmelzen miteinander, wobei jedoch die Kerne gesondert bleiben. So entstehen Genossenschaften, Plasmodien[1]), wie man ähnliche auch von thierischen Sarcodinen kennt. Sie tragen hier den Character von „Fressgesellschaften“, d. h., die Vereinigung der Individuen erleichtert die Nahrungsaufnahme[2]). Die Plasmodienbildung der Schleimpilze steht dagegen der Ernährung eher hinderlich im Weg — sicher kann ein Nährsubstrat von einzelnen Amöben systematischer „abgeweidet“ werden, als von einem compacten Plasmodium. Dieses ist vielmehr eine Einrichtung, welche dem Organismus im Kampf gegen die Trockenheit dient. Direct und indirect. Fehlt es an Wasser, so scheiden kleine Plasmodien Cystenhüllen um sich

[1]) Die Bezeichnung „Plasmodium“ für die amöbenartigen Einzelthiere gewisser Sporozoa (*Plasmodium Malariae*) zu gebrauchen, sollte auch der Zoologie verpönt sein.

[2]) cfr. A. Lang, l. c. pag. 257.

ab, — das alte Auskunftsmittel der Protisten, — doch die Vielzahl der Individuen vermag nach gemeinsamer Abrundung um ihre im Verhältniss zur Masse kleinere Oberfläche eine derbere Schale (Macrocyste) zu bilden, als die einzelne Amöbe. Grössere Plasmodien zerfallen wohl gelegentlich in ein Häufchen solcher Macrocysten, gewöhnlich aber schlagen sie ein ganz neues Verfahren ein: sie fliehen nach feuchten Orten. Die Wanderung ist oft weit und beschwerlich, sie ist auch wohl immer mit grossen Verlusten an Individuen verknüpft; aber das Plasmodium erweist sich zum Zurücklegen von weiteren Strecken, auch zum Ueberschreiten völlig trockener Unterlagen befähigt, welche für die einzelne Amöbe unüberwindbar sind. Wenn ein Theil der Individuen in der Reibung am trockenen Substrat zu Grunde geht, so bauen ihre Leichen den Genossen die feuchte Strasse, deren sie bedürfen. So characterisirt sich das Plasmodium der Schleimpilze wesentlich als Wandergesellschaft. Die Ziele der Reisen werden jedoch nicht allein durch das Wasser bestimmt, — auch allzugrosse Feuchtigkeit meiden sie, im offenen Wasser wären sie ja weder im Stande zu wandern, noch sich zu ernähren, — nicht minder locken Wärme und chemische Reize (Nahrungsstoffe) die fein empfindenden und stets wanderbereiten Plasmodien.

Gewöhnlich findet auch in diesem Stadium noch eine reichliche Ernährung statt; gelöste Nährstoffe werden osmotisch aufgenommen, feste nach Amöbenart umflossen und in Verdauungsvacuolen eingeschlossen. Die unverdauten Reste werden während der Wanderung ausgestossen, manchmal aber auch, wie die mit aufgenommenen Kalksalze, für späteren Bedarf an mechanischen Elementen mitgeführt, ähnlich wie *Arcella* ihre Sandsplitter im Cytoplasten speichert. Gleichzeitig vermehren sich die Individuen; d. h. die Kerne theilen sich, während die Cytoplasten verschmolzen bleiben. — Spitze Pseudopodien werden nicht mehr gebildet, sondern durch dem Landleben besser angepasste breite Hyaloplasmasäume ersetzt.

Wir sehen, das Neue, das uns in den Plasmodien der Schleimpilze entgegentritt, ist nichts anderes als die Anpassung an das Landleben, oder genauer an das Ueberdauern zeitweiliger Trockenheit. Die Anpassung ist scharf accentuirt und löst ihre Aufgaben durchaus befriedigend.

Nur einer grossen Gefahr setzt sich der Schleimpilz aus; tausende und selbst hunderttausende von Individuen sammelt er im Plasmodium, ohne dass es diesen möglich wäre, aus eigener Kraft sich wieder vollständig zu trennen, ihre Individualität wieder zu erhalten. Ein Auseinanderkriechen ist nicht wohl angebracht, denn mit der Auflösung des Plasmodium würde ja gerade der durch die Heerdenbildung erreichte Vortheil wieder aufgehoben werden. Die dauernde Vereinigung hätte aber gewiss ihre Gefahren. Denn wenn auch die Plasmodien auffallender Weise sehr wenige Feinde in der Thierwelt (Nematoden), gar keine in der Pflanzenwelt haben (— Bacterien und Pilze scheinen gesunde Plasmodien nicht zu befallen —), so versagt doch bei plötzlich eintretender Trockenheit nicht selten die Anpassung, und dann geht jedesmal ein ganzes Plasmodium mit zahllosen Individuen rettungslos zu

Grunde. Deswegen würde ein dauerndes Verweilen im plasmodialen Zustande, ebenso wie die Vermehrung durch Theilung der Heerde, nicht recht rationell erscheinen. Leicht könnte freilich die Auflösung des Plasmodium auf dem Wege erfolgen, dass sich alle dasselbe zusammensetzenden Individuen einzeln abrunden und encystiren, aber eine solche Massenproduction unbeweglicher Keime würde unbedingt zu grossen Verlusten führen, wenn nicht für passive Verbreitung der Cysten gesorgt wäre.

Diesen Dienst muss dem Myxomyceten sein grösster, gefährlichster Feind leisten, die trockene Luft. Mit festem Cystenmantel, für die Reise durch die Luft wohl ausgerüstet, werden die Individuen über Entfernungen hingetragen, welche sie auch unter sonst günstigsten Bedingungen als Schwärmer oder Amöben ebensowenig wie als Plasmodien zurücklegen könnten. Ihre Wohnorte, faulende Holztheile, sind naturgemäss nur zerstreut zu finden; der Wind trägt sie dorthin. Im Regenwasser, das die sich zersetzende Substanz auslaugt, verlassen sie ihre Cystenhülle wieder. Und wenn der Wind ein unsicheres Vehikel ist, das nur einen kleinen Procentsatz der Passagiere an den rechten Ort befördert, so hilft die Natur durch eine so grosse Zahl von Keimen aus, dass die Arterhaltung gleichwohl gesichert ist.

Doch nun kommt es darauf an, die kleinen, leichten Cysten dem Wind in einer Weise darzubieten, dass er sie leicht fassen und fortführen kann. Die Vorbereitungen zur Abreise müssen um so sorgfältiger getroffen werden, als für den Transport zahlloser Keime meist nur kurze Zeiträume zur Verfügung stehen. Und auch darauf muss Bedacht genommen werden, dass die encystirten Individuen nicht alle gleichzeitig die Reise antreten, da sie sich dann ja in Menge am Ziel wiederfinden würden, während es doch auf ihre Vertheilung ankommt.

Die Erfüllung dieser biologischen Forderungen characterisirt die sog. Fruchtkörper der Myxomyceten. Eine dira necessitas ist es, welche die Plasmodien aus ihrem Substrat ans Licht hervorführt und sie hier eine provisorische Hülle (Peridie) um ihren nackten Körper bauen lässt. Jetzt können die oben erwähnten Ingesta, namentlich Kalkkrystalle, nutzbringend verwendet werden; nach aussen abgeschieden stellen sie oft die erste schützende Hülle dar *(Fuligo)*, welche bald durch Membranen verstärkt wird; die Zellen, welche diese bilden, gehen wohl ganz in ihrer wichtigen Function auf, sie scheinen sich der Gesammtheit zu opfern [1]). Inzwischen haben ihre glücklicheren Gefährten inmitten der Anlage unter dem Schutz der sich bildenden Peridie ihre letzten Theilungen ausgeführt; nun ziehen sie ihren Protoplasten und Kern nach Möglichkeit zusammen und bilden in der Cystenhülle ihr Reisegewand. Der Wind trocknet das Ganze aus, löst die noch durch Feuchtigkeit verklebten Cysten von einander, zerbröckelt die spröde Peridie, und der Abreise steht nun nichts mehr im Wege.

Und doch ist der Vorgang selten so einfach, wie bisher geschildert

[1]) Vgl. dagegen E. Jahns abweichende Befunde bei *Comatricha*, l. c. pag. 298.

(Liceaceen?); meist wird die Sporenvertheilung nicht so sehr dem Zufall überlassen. Die Peridie reisst nicht beliebig, sondern an bestimmten für den Austritt der Cysten vorbereiteten Stellen (Clathroptychiaceen); es bleibt dabei ein Gerüstwerk stehen, das die allmählige Vertheilung der Cysten regulirt *(Dictydium),* den einstweilen zurückgebliebenen noch einen gewissen Schutz gewährt oder ihnen auch selbst durch hygroskopische Bewegungen zu ungünstigen, d. h. nassen, Zeiten den Austritt verwehrt. Noch besser werden die gleichen Zwecke erreicht, wenn das Gerüstwerk mit Strebepfeilern in das Innere des Sporenballes eingreift *(Perichaena),* oder denselben mit radialen Balken durchsetzt (*Enerthenema,* Didymiaceen). Die axile Ansatzstelle der Radialbalken wird weiterhin selbständiger und entwickelt sich zur Mittelsäule, die wie ein Bäumchen verästelt ist; seine letzten Zweige stützen an der Peripherie die nun sehr hinfällige Peridie (Stemonitaceen). Oder das innere Gerüstwerk (Capillitium) verliert ganz die Verbindung mit der Peridie, welche fast immer schon zerstört ist, sobald die Cysten sich gebildet haben; aber diese fallen nicht in Massen zu Boden, sondern werden von den zahllosen Armen des Capillitiumsystems umfangen und nur einzeln freigelassen *(Arcyria).* Die Zweiglein enden nicht frei; in netzbildender Anastomose, obendrein meist durch Zacken, Häkchen und Ringe rauh gemacht, erfüllen sie ihren Zweck am besten. Oder es wird das Capillitiumbäumchen völlig in einzelne Aeste zerlegt *(Trichia),* diese, einfach oder wenig verzweigt, gestalten sich durch Anlage von Spiralleisten in Elateren um, welche beim Austrocknen peitschenartig um sich schlagen und die Sporen zerstreuen, bei zunehmender Feuchtigkeit dagegen sich wieder um ihre Schutzbefohlenen zusammenkrallen [1]). Sie gleichen zum Verwechseln den Schleuderzellen gewisser Lebermoose und sind doch von jenen ihrer Entstehung nach grundverschieden; sie sind ja Abscheidungen von Zellen, welche ausserhalb von ihnen lagen, während die Elateren der Lebermoose Zellen selbst, oder vielmehr metamorphosirte Sporenanlagen sind. Schleuderzellen von gleicher Form und Function treten noch einmal auf, nämlich bei einem Gasteromycet *Batarrea.* Andere Bauchpilze wiederholen andere Capillitiumformen, so *Bovista* diejenige von *Spumaria, Calostoma* diejenige der *Lycogala.*

Und wie manche Gasteromyceten ihre Fruchtkörper auf stielartige Träger heben, wodurch die Sporen dem Winde besser dargeboten werden, so auch die Myxogasteres; an selbstgebildeten Leitern klimmen sie empor, dem freien Luftzug entgegen. Sie spalten ihre Peridie in eine derbe äussere und eine zarte Innenhaut *(Chondrioderma, Leocarpus, Craterium),* wie *Geaster* unter den Gasteromyceten; sie drängen ihre Früchte heerdenweis auf gemeinsamem Podium (Stroma) zusammen, wie unter den Gasteromyceten die merkwürdige *Broomeia* und viele Pyrenomyceten *(Nectria).* Hier bedarf es nicht mehr solider Peridien, es kann am mechanischen Apparat gespart

[1]) A. de Bary, Mycetozoen, II. Aufl., pag. 29.

werden. Aus der losen Häufung *(Spumaria)* werden bald solidere Sammelfrüchte *(Fuligo)*, in welchen die einzelnen Cystangien gewundene Gänge darstellen; endlich umgiebt eine neue gemeinsame Peridie von derber Structur die Sammelfrucht *(Lycogala)*. Auch dies sind Verhältnisse, welche in überraschender Formengleichheit bei den Basidiomyceten und Ascomyceten wiederkehren.

In diesen Convergenzerscheinungen liegt das Anrecht begründet, das die Botanik auf die Schleimpilze hat. Sie sind Sarcodinen bis zu dem Moment, wo sie denselben biologischen Aufgaben zu genügen haben wie die Pilze: dann aber nehmen sie deren Anpassungen an. Wie die Pilze, ja wie sämmtliche Metaphyten, müssen sie ihre Keime für eine passive Verbreitung einrichten. Zwar besitzen sie noch eine ausgebildete Eigenbewegung, doch können sie von dieser zu Zwecken der Keimverbreitung keinen Gebrauch machen, aus Gründen, deren wir oben einige kennen gelernt haben. So verzichten sie denn in einer Phase ihres Lebens ganz auf ihre nicht genügend sichere oder ausgiebige Eigenbewegung und lassen sich passiv transportiren, wie die Keime der Landpflanzen, welche gar keine Eigenbewegung mehr haben. Und mit dieser Neuerung haben sie eine Menge von Folgeerscheinungen derselben erworben; auf andere Art, aus anderem Material bauen sie Fruchtkörper wie die Pilze, mit den gleichen Anpassungen und der gleichen biologischen Leistungsfähigkeit.

Was die Schleimpilze mit den Pilzen verbindet, die Anpassung an das Landleben, das trennt sie von ihren Stammesgenossen, den thierischen Sarcodinen. Wir besprachen schon die gegensätzliche Entwickelung höchst complicirter, grösster Einzelzellen auf der einen Seite, winziger einfacher Coloniezellen auf der anderen: die weit divergirenden Tendenzen der thierischen und der pflanzenähnlichen Sarcodinenreihe. Unbestreitbar stehen auch sie im Connex mit dem Medium, dem tragenden Wasser, der dörrenden Luft. Und wie die Lebensweise auf die vegetative Sphäre wirkte, so auch auf die Reproduction; hierüber ist noch ein Wort hinzuzufügen.

Es leuchtet nach allem Gesagten wohl ohne weiteres ein, dass die Sporenbildung der Schleimpilze nicht verglichen werden kann mit der Zerfallstheilung der Zoosarcodinen. Die Zerfallstheilung besteht, wie wir sahen, in einer raschen Folge von Theilungen eines vorher in Einzahl vorhandenen Kerns, ohne dazwischen liegende Ernährungsstadien, und in einer radialen Zerschnürung des Plasmakörpers in keilförmige Stücke, welche zu Flagellosporen werden. Nichts davon finden wir bei den Myxogasteres. Sie zweitheilen sich anfangs, wie die Amöben, vereinigen sich dann zum Plasmodium und erfahren nun weiter nur noch diejenige Art der Vermehrung, die wir oben als „Theilung ohne Trennung" bezeichnet und für die Foraminiferen besonders characteristisch gefunden haben. Dagegen ist die Cystosporenbildung der Myxogasteres überhaupt kein Act der Vermehrung, sondern lediglich die Consequenz der Plasmodienbildung: die Wiederauflösung der Heerde, also nur ein Process der Keimverbreitung. Insofern

ist er auch toto coelo verschieden von der Sporen*production* der Gasteromyceten.

Dass die Plasmodienbildung keine Erscheinung darstellt, welche die Schleimpilze von den übrigen Sarcodinen principiell unterscheidet, ist schon angedeutet worden. Wir kennen die durch Theilung ohne Trennung gebildeten Plasmodien der Foraminiferen und anderer Sarcodinen, wir kennen die Fressgenossenschaften der Heliozoen; wir finden endlich in den Aggregatplasmodien der Guttulinaceen und der Dictyosteliaceen Vorstufen der echten Fusionsplasmodien der Myxogasteres und Ceratiomyxaceen.

Aber in den Fusionsplasmodien haben wir noch etwas ganz anderes zu sehen, als eine vervollkommnete Heerdenbildung: nämlich den Anfang (oder sagen wir besser *einen* Anfang) der Erscheinungen, welche wir als sexuelle bezeichnen. Znm ersten Male sehen wir hier den biologisch motivirten Zusammenschluss der Individuen (Aggregation, d. h. Heerdenbildung) zur Verschmelzung der Plasmaleiber, also zur theilweisen Aufgabe der Individualität, führen. Sonst stossen sich doch die Individuen ab, ja Theilung, Vermehrung ist nichts anderes als die Abstossung der sich selbständig machenden Abschnitte eines vorher einheitlichen Körpers. Aber hier überwindet zum ersten Male der ἔρως das νεῖκος. Noch nicht vollkommen. Die Kerne verschmelzen nicht und geben die Centra für die später wieder folgende Isolirung.

Diese Anschauung, der Botanik bisher fremd, ist der Zoologie vertraut. Dort unterscheidet man die niedere Form der „Plasmogamie" von der der höheren der „Karyogamie", welche anfangs neben jener, bei den höchsten Formen fast allein besteht. Die Myxogasteres sind promiscue plasmogam, stehen also auf der niedrigsten Vorstufe der Sexualität.

Wir müssen es uns versagen, diese Thatsache schon hier näher zu beleuchten; dazu bedarf es eines grösseren Materials, das erst die folgenden Kapitel heranschaffen können. Wir werden noch weitere Gruppen von Protophyten im Zusammenhang mit den verwandten Protozoen, nicht in dem hier völlig unzulässigen Vergleich mit den nach ihnen entstandenen Metaphyten, zu betrachten haben, ehe sich uns die grosse Thatsache voll offenbaren wird, *dass die Sexualität an verschiedenen Stellen des genetischen Systems selbständig unter verschiedenen Formen und unter verschiedener Nutzwirkung aufgetreten ist.*

* * *

Die innere Gliederung der Phytosarcodina ist, wie wir glauben, vollständig richtig auf ihre biologische Ausgestaltung aufgebaut worden. Den Myxogasteres stehen am nächsten die Ceratiomyxaceen, welche ihre Cysten nicht im Innern eines Gehäuses, sondern äusserlich auf einem Sterigma bilden. Der Gegensatz zwischen exogener und endogener Sporenbildung, der das Reich der Pilze durchzieht, kehrt also auch hier wieder. Entschieden ferner stehen den eigentlichen Schleimpilzen die mistbewohnenden

Acrasieen. Insofern als diese kein Fusionsplasmodium, sondern nur dicht gedrängte Heerden von Amöben besitzen (Aggregatplasmodien), stehen sie deutlich unter den Myxogasteres[1]), und doch können wenigstens die höheren Acrasieen, die Dictyosteliaceen Brefelds, kaum als Vorstufe der Myxogasteres genommen werden. Sie sind typische Mistbewohner und haben die biologischen Anpassungen solcher; in Bezug auf ihren Modus der Keimverbreitung gleichen sie nicht den Myxogasteres und Gasteromyceten, sondern den mistbewohnenden Mucoraceen und den Conidienformen mancher Ascomyceten des gleichen Standortes (z. B. *Acrostalagmus*): ihre Keime werden nicht durch den Wind, sondern — zuletzt — durch das Wasser vertheilt. Aus Brefelds Untersuchungen wissen wir, dass die Cystenköpfchen der Dictyosteliaceen nicht austrocknen und verstäuben, wohl aber bei leichtester Berührung zerfliessen und dem berührenden Körper ankleben, in Wasser aber sich ebenso vertheilen, wie die Sporangiosporen von *Mucor mucedo* oder die Conidien von *Acrostalagmus*. Auf thierischen Excrementen gebildet, werden sie also in diese zurückgeführt, wenn ein Regen sie überrascht oder eine Made sie berührt; eine weitere Verbreitung können sie nur erfahren, wenn sie entweder mit dem Mist zu Staub eintrocknen, — und ob sie dies vertragen, ist sehr zweifelhaft, — oder wenn sie an den Mist besuchenden Insecten ankleben und von diesen auf Gräser etc. übertragen werden. Auf diesem letzteren Wege werden sie wohl gewöhnlich in die Excremente kommen.

Demnach repräsentiren die Dictyosteliaceen den Myxogasteres gegenüber die höhere Anpassungsform, und da sie auch morphologisch ihre durchaus eigenen Bahnen eingeschlagen haben, so können sie kaum als Vorstufe der Hauptklasse der Schleimpilze angesehen werden.

Dagegen scheinen einer Ableitung beider Reihen von den einfacheren Acrasieen, den Guttulinaceen, keine Schwierigkeiten im Wege zu stehen.

Abseits von den saprophytischen Phytosarcodina hat man die parasitischen gestellt. Eine Gattung derselben, *Plasmodiophora*, zeigt aber in ihrer Entwickelungsgeschichte, wie namentlich Nawaschins[2]) Untersuchung gelehrt hat, so grosse Uebereinstimmung mit den Myxogasteres, dass sie als endoparasitische Nebenform derselben anzusprechen ist; ihr völliger Mangel an mechanischen Theilen des Cystangium: einer Peridie, eines Capillitium, entspricht nur ihrer Lebensweise im Inneren von Zellen. Zweifelhaft erscheint mir dagegen die Verwandtschaft der beiden anderen monotypischen Gattungen, die Schroeter mit *Plasmodiophora* als Phytomyxinae vereinigt hat, nämlich *Tetramyxa* und *Sorosphaera*. Die Keimung beider ist unbekannt; die Cysten entstehen aber kaum nach dem Typus

[1]) O. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mycologie VI, pag. 33.

[2]) S. Nawaschin, Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora Brassicae* etc., Flora Bd. 86, 1899.

der übrigen Phytosarcodina, sondern durch Zerfallstheilung, wie wir dieselbe von den Zoosarcodina kennen, d. h. nach rasch wiederholter Theilung der Kerne und centripetaler Einschnürung des Plasmaleibes in keilförmige Portionen. Demnach sind diese beiden Gattungen einstweilen von *Plasmodiophora* zu trennen.

Suchen wir nach dem näheren Anschluss der Phytosarcodina an ihre thierischen Reihengenossen, so bieten sich die beiden Familien der Vampyrelliden und Pseudosporeen naturgemäss dar, welche Zopf mit seinen „Pilzthieren" vereinigte. Dazu liegt, meiner Meinung nach, freilich gar kein Grund vor. Was die Phytosarcodina characterisirt, ist die Anpassung an das Leben ausser dem Wasser, und nur dieser Anpassung verdanken sie, wie wir oben sahen, ihre Pflanzenähnlichkeit. Deswegen wird die Vereinigung von wasserlebenden Sarcodinen mit den Schleimpilzen nur dann natürlich sein, wenn es sich um Rückanpassungen handelt; dies für die Vampyrelliden und Pseudosporeen anzunehmen, ist aber durch nichts geboten. Dagegen könnten diese beiden Familien wohl die Vorstufen markiren, von welchen sich die Phytosarcodina entwickelt hätten. Die endoparasitischen Pseudosporeen mit ihrer Zerfallstheilung könnten in Algen lebende Ahnen der Gattungen *Tetramyxa* und *Sorosphaera* („Soromyxaceen") darstellen; auch diese sind Endoparasiten mit Zerfallstheilung, leben aber in Phanerogamen *(Ruppia, Veronica)*[1]. Eine andere Reihe scheint sich von vampyrellaartigen Wesen herzuleiten. Schon die Vampyrellen haben keine eigentliche Zerfallstheilung, neigen dagegen zu einer Vorstufe der Plasmodienbildung, nämlich zur „Theilung ohne Trennung" (*Leptophrys*).

Diese Reihe könnte mit Lebewesen begonnen haben, welche den heutigen Guttulinaceen gleichen, characterisirt durch einfache Heerdenbildung zum Zweck der Keimverbreitung durch den Wind. An sie schliessen einerseits die Dictyosteliaceen an, Aggregatplasmodien, mistbewohnend und mit Anpassung an die mistbesuchenden Insecten, welche die Keime verbreiten, und andererseits die eigentlichen Schleimpilze, deren Fusionsplasmodien nur mit Hilfe des Windes in ihre Individuen wieder aufgelöst werden können.

Diese Hauptreihe ist mit einer einzigen Ausnahme *(Plasmodiophora)* saprophytisch. Sie zerfällt in exosporische und endosporische Formen.

---

[1]) Auch dieser Ableitung stehen Schwierigkeiten entgegen, welche wir uns nicht verhehlen dürfen. Die Zerfallstheilung der Sarcodinen liefert, wie wir wissen, flagellatenartige Schwärmer oder doch Amöben (*Amoeba Proteus*), nicht Cysten, wie wir solche bei *Tetramyxa* und *Sorosphaera* finden. Dagegen bilden die Sporozoen durch Zerfallstheilung nicht Flagellosporen, sondern meist kaum amöboid bewegliche Keime, manche aber auch direct Cysten (Gregarinidae). Danach wären nähere Beziehungen zwischen den „Soromyxaceen" und den Sporozoen wohl denkbar. Es wäre sehr zu wünschen, dass unsere Kenntnisse über diese beiden merkwürdigen Gattungen bald eine Bereicherung erführen (vgl. K. Goebel, *Tetramyxa parasitica*, Flora 1884; von *Sorosphaera* giebt es, soviel ich weiss, nur die kurze Beschreibung Schroeters in der Cohn'schen Kryptogamenflora. Reife Cystenrosetten habe ich mit dem Mikrotom geschnitten).

Allein die letzteren sind zahlreich und zeichnen sich durch sehr bemerkenswerthe Vervollkommnung der Einrichtungen zur Keimverbreitung auf dem Luftwege aus. Sie convergiren gegen die höchsten saprophytischen Pilze, die Gasteromyceten.

Das Alter der Schleimpilze ist wohl nicht zu hoch anzuschlagen. Bei ihrer Lebensweise sind sie überhaupt erst etwa vom Carbon an denkbar. Aber der Umstand, dass es in den Tropen verhältnissmässig sehr wenige Schleimpilze giebt, (zum mindesten sind uns von dort viel weniger Arten bekannt geworden, als man aus den feuchtwarmen, moderreichen Urwäldern erwarten durfte), und dass offenbar das hauptsächlichste Verbreitungsgebiet der Phytosarcodina mit dem Diluvium zusammenfällt, legt den Gedanken nahe, dass ihnen weder die täglichen Regengüsse der feuchten Tropengegenden, noch die langen Trockenzeiten der Savanen zusagen. Danach dürften sie kaum im feuchtheissen Klima der Carbonwälder, noch in der trockenen Hitze der Trias und des Jura so recht ihre Stätte gehabt haben. Dass sie aber auch nicht viel später ihre Ausbildung erfahren haben können, folgt aus dem starken Hervortreten sehr weit verbreiteter Gattungen, welche Europa, Nordasien und gleichzeitig Nordamerika bewohnen. Man wird die Entwickelung der Klasse also mindestens bis in die Kreide zurückversetzen müssen.

Breslau, 1. August 1901.

Die Bedingungen und die Bedeutung der Zygotenbildung bei Sporodinia grandis.

Von **Richard Falck.**

I. Theil.

1. Einleitung. — 2. Die Resultate früherer Arbeiten.
3. Der Einfluss des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft auf die Ausbildung der Fructifications-Organe.
4. Die Mycelien des Pilzes und ihre Ausbreitung.
5. Der Plasmastrom und seine Bedeutung. — 6. Die Substrathaut.
7. Die Sporangien. — 8. Die Zygoten.

1. Einleitung.

Die Zygomyceten verdanken ihren Namen und ihre gemeinsame Beurtheilung den durch die Verschmelzung zweier Schläuche gebildeten Sporen, welche vorzugsweise durch die vergleichenden Untersuchungen Brefeld's ihre systematische Bedeutung erhielten. Bei den meisten Formen der Zygomyceten sind aber diese Sporen trotz eifrigen Suchens noch nicht gefunden worden, und bei den wenigen Arten, bei denen sie zumeist gleichfalls durch die Untersuchungen Brefeld's[1]) bekannt geworden sind, gelingt es auf keine Weise, diese Zygosporen zu finden oder durch Cultur zu erhalten.

Wie wohl bei jedem Anfänger, so haben auch im Beginne meiner mykologischen Untersuchungen diese Schimmelpilze im Vordergrunde des Interesses gestanden, und bei den vielen Formen, welche ich cultivirte, habe ich stets vergebens nach den dazu gehörigen Zygoten gesucht. Besonders eine Form, *Phycomyces nitens,* habe ich längere Zeit unter den verschiedensten Bedingungen, unterstützt durch die Rathschläge des Herrn Geheimrath Brefeld, cultivirt, doch gelang es nicht, die Zygosporen zu erhalten.

Da fand ich im Herbste des vorigen Jahres auf vertrockneten Pilz-Fruchtkörpern[2]) den dichten, filzartigen Ueberzug der Zygoten tragenden Hyphen von *Sporodinia grandis.* Ich cultivirte diesen Pilz, nachdem die feuchtgelegten Zygoten nach einigen Wochen zu Sporangien ausgekeimt waren,

---

[1]) Brefeld, Botan. Untersuch. über Schimmelpilze I. Heft 1872, l. c. IV. Heft 1881.

[2]) Von *Hypholoma fasciculare,* welche ich hier sammelte, und ebenfalls auf *Lactarius piperitus,* von welchem Herr Anton Kappenberg aus Münster einige Exemplare gesandt hatte.

aus den erhaltenen Sporangien-Sporen nach den Angaben Brefeld's[1]) auf Brot und konnte mich überzeugen, dass auf jeder Cultur nach- oder nebeneinander die zwei Fruchtformen des Pilzes, die Sporangien und die Zygoten, zur Entwickelung kamen; allerdings waren die Sporangien in der Ausbildung bevorzugt.

Sporodinia grandis ist der einzige bekannte Zygomycet, welcher die Sporangien und die Zygoten gleichwerthig und gleichzeitig nebeneinander auszubilden vermag, und es entsteht hier die Frage, ob es äussere Bedingungen giebt, von denen die Ausbildung der Zygoten gegenüber derjenigen der Sporangien abhängig ist, um diese Erkenntniss für die Cultur der übrigen Zygomyceten zu verwerthen.

Da die Zygoten als Repräsentanten einer geschlechtlichen Fortpflanzungsform im Gegensatz zu der ungeschlechtlichen der Sporangien betrachtet werden, so ist besonders aus diesem Gesichtspunkte die Untersuchung der Bedingungen der Zygotenbildung bereits von mehreren Forschern, von van Tieghem und von G. Klebs in Halle, unternommen worden. Besonders der Letztere hat das Verhalten unseres Pilzes sehr eingehend untersucht und festgestellt, welche Bedingungen die Fortpflanzung gegenüber dem vegetativen Mycelium überhaupt und die geschlechtliche gegenüber der ungeschlechtlichen im Besonderen herbeiführen, um die hier gewonnenen Resultate für die allgemeine Physiologie der Fortpflanzung zu verwerthen.

Brefeld, welcher den Pilz jahrelang cultivirt hat, machte mich auf diese Untersuchungen von Klebs aufmerksam unter Hinweis darauf, dass die Resultate dieser Arbeit mit seinen langjährigen Erfahrungen im Widerspruche ständen. Er veranlasste mich daher, die Resultate der Arbeiten dieses Forschers einer Prüfung zu unterziehen.

Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Geheimrath Prof. Dr. Brefeld meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Anregung, die er mir zu dieser Arbeit gegeben hat und für mancherlei Rathschläge, die er mir während der Ausführung derselben zu Theil werden liess.

Ich unternahm diese Untersuchung aus grossem Interesse für diesen eigenartigen Pilz und in der Hoffnung, dass mir die Feststellung der Bedingungen ihrer Ausbildung einen Einblick in die Bedeutung und das Wesen der Zygotenbildung gewähren möchte; denn nicht um der Geschlechtlichkeit willen, deren Sinn so unklar ist, schien mir der Pilz diese Organe so besonders differenzirt zu haben. Die Bedingungen ihrer Ausbildung sind auch desshalb von grösserem Interesse, weil sie die Ursachen für die verschiedene Formausbildung ein und desselben Organismus sind. Denn *Sporodinia* bildet zum ersten Male unter den Pilzen ihre beiderlei Fructificationsorgane

[1]) Nach seinem Vorkommen auf lebenden Hymenomyceten-Fruchtkörpern wurde der Pilz als specifischer Parasit angesehen, bis Anfang der siebziger Jahre Brefeld nachwies, dass derselbe auch auf Brot und anderen todten Substraten gezogen werden kann. Hierdurch wurde seine künstliche Cultur ermöglicht.

nicht an denselben Mycelfäden, sondern an bestimmt differenzirten Trägern aus. Wie die Sporangien an Hyphen von bestimmter Form und bestimmten Functionen, so entstehen auch die Zygoten an besonders characterisirten Trägern, die nichts mit jenen gemeinsam haben. Wenngleich die Mycelien beider einen Unterschied in Form und Function zunächst nicht erkennen lassen, wie die Wurzeln sehr nahe verwandter höherer Pflanzen, so genügt die Ausbildung der verschieden differenzirten oberirdischen Organe des Pilzes, um von einem Auftreten desselben in zwei verschiedenen Formen überhaupt zu reden, wie denn auch diese beiden Formen in früherer Zeit als zwei ganz verschiedene Pilze aufgefasst und beschrieben wurden [1]).

Um nun die richtige Orientirung für die Fragestellung meiner Untersuchung zu gewinnen, ging ich von folgenden Ueberlegungen aus.

Wo überall im Pflanzenreiche ein Organismus in zwei von einander verschiedenen Formen auftritt, da sind diese entweder in strenger zeitlicher Aufeinanderfolge an einander gebunden, wie beim sogenannten Generationswechsel der Gefäss-Cryptogamen, oder sie sind jede für sich allein in derselben Form entwicklungsfähig und existiren mehr oder weniger frei neben einander, so dass die eine von ihnen sogar ganz verloren gehen kann, wie bei vielen Pilzen. Ebenso, wie nun die morphologische Bedeutung der beiden Formen einer Gefäss-Cryptogame erst durch den Vergleich mit den entsprechenden Organen der nächstverwandten niedrigeren Formen verständlich wird, so kann dieselbe auch bei den Pilzen nur dann richtig beurtheilt werden, wenn wir durch den Vergleich mit den niedriger stehenden Formen das erkennen, was sie gemeinsam ererbt haben. Hieraus ergiebt sich nun weiter, dass jeder Organismus ausser dem, was er ererbt hat, noch als für ihn besonders characteristisch das besitzt, was er sich selbst erwarb. Kann das Ererbte durch vergleichende morphologische Untersuchungen, so kann das Erworbene nur durch das Studium der Lebensbedingungen und ihrer Veränderungen einerseits und der damit im Einklang stehenden Anpassungen des Pilzes andererseits erkannt und verstanden werden.

Bei den Pilzen spielt die Anpassung an die verschiedenen Ernährungsverhältnisse im Vergleiche zu den auf die Bereitung der organischen Substanz in sehr gleicher Weise eingerichteten grünen Pflanzen die bedeutsamste Rolle. Gleichwohl datirt auch bei ihnen der Hauptfortschritt in der Entwickelung von dem Augenblicke an, da sie das Wasser verliessen und sich auf dem Lande entwickelten. Alle auf das Landleben berechneten

[1]) Die Zygotenform wurde im Jahre 1829 von Ehrenberg unter dem Namen Syzygites megalocarpus zuerst beschrieben (Syzygites, eine neue Schimmelgattung. Verhandl. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin 1. (1829) p. 98 Taf. II u. III.) u. später von Corda in seiner Prachtflora Europ. Schimmelbildungen 1839 p. 49 Tab. 23 abgebildet. Erst Tulasne erkannte die Zusammengehörigkeit des Pilzes mit *Sporodinia grandis* Lk. Tulasne, Comptes rendus Tom. 41 (1855) pag. 617. Auch Fung. Carpol. I. p. 64, 78. Ebenso De Bary, Untersuchungen über die Conjugaten p. 65 (1858).

Anpassungen finden wir bei den heute noch lebenden Formen der Zygomyceten auf das Vollkommenste durchgeführt. Sie gliedern sich in einen der Nahrungsaufnahme dienenden Theil, das Mycelium, welches sich im Substrate ausbreitet, und in einen fructificativen Theil, welcher die Fortpflanzungszellen erzeugt und sich in die Luft erheben muss, um dieselben hier verbreiten zu können. Bei den Zygomyceten muss die Luft allerdings noch sehr feucht sein, wenn sich die Fortpflanzungsorgane normal entwickeln sollen, und desshalb finden wir sie in der Natur immer nur auf genügend feuchten Substraten und an feuchter Luft. Die Sporangien der Zygomyceten entsprechen denjenigen der niedriger stehenden Algen und Oomyceten und sind gleichfalls dem Landleben angepasst. Diese ungeschlechtliche Fruchtform der Pilze ist es, welche sich besonders bewährt und in immer weiter und höher sich vollziehender Differenzirung zu den Formen der höheren Pilze sich fortsetzt, wie es Brefeld durch seine umfassenden vergleichend morphologischen Untersuchungen dargethan hat.

Dagegen erscheint die geschlechtliche Fruchtform, wie wir gesehen haben, von allen Zygomyceten nur bei *Sporodinia* (und auch bei *Mucor fusiger)* gleichwerthig neben den Sporangien. Ihre Ableitung aus entsprechenden Organen niederer Organismen ist sehr unklar und nach Richtung der höheren Pilze finden wir sie überhaupt nicht wieder; doch ist es nicht zu bezweifeln, da ihre so überaus characteristische Bildung bei den verschiedensten Formen so gleichmässig beobachtet ist, dass sie von gemeinsamen Vorfahren ererbt wurde und desshalb ein besonders gutes morphologisches Merkmal für die gemeinsame Klasse der Zygomyceten darstellt.

Da die Zygosporen aber nur bei *Sporodinia* regelmässig auftreten und noch dazu an besonders differenzirten Trägern, so schien es mir von vornherein sehr wahrscheinlich, dass sie für die Existenz unseres Pilzes besonders werthvolle Functionen ausüben, desshalb von ihm beibehalten und weiter differenzirt wurden, und dass sie als der Ausdruck für die Anpassung dieses Pilzes an seine besonderen Lebensbedingungen anzusehen sind.

Um daher den Sinn der Zygotenbildung bei *Sporodinia* verstehen zu können, schien es mir nothwendig, im Zusammenhange mit den Bedingungen ihrer Ausbildung ihre besonderen Functionen zu erforschen und mit den Lebensverhältnissen in Beziehung zu bringen, unter denen der Pilz in der Natur vorkommt.

Da sich die Resultate der folgenden Untersuchung in fast allen wesentlichen Punkten mit denjenigen vorhergegangener Arbeiten im Widerspruche befinden, so sei es mir gestattet, mein Thema ausführlicher zu behandeln, als es sonst wohl nöthig gewesen wäre.

2. Die Resultate früherer Arbeiten.

Bevor ich zu meinen eigentlichen Untersuchungen übergehe, will ich die Resultate der früheren Arbeiten von van Tieghem und Klebs zusammenfassend mittheilen, zu deren Verständniss man am besten davon ausgeht,

mit welchen vorhergehenden Auffassungen diese Forscher ihre Arbeit unternommen haben, und wie sie dementsprechend ihre Versuchsergebnisse gedeutet haben [1]).

Van Tieghem lässt die Zygoten, welche die Dauerform des Pilzes darstellen, nach Analogie vieler anderer Organismen in dem Zeitpunkte sich ausbilden, in dem die Lebensbedingungen des Pilzes ungünstige werden. Alle Momente, welche diese Bedeutung für das Leben der Organismen besitzen, der Mangel an Sauerstoff in der Luft, des Wassers im Substrate und das Fehlen eines nothwendigen Nährstoffes, sind daher für die Zygotenbildung von Bedeutung. Klebs weist zunächst nach, dass alle diese Ableitungen unrichtige sind und interpretirt die Versuche van Tieghem's im Sinne seiner eigenen Auffassungen. Um diese richtig zu verstehen, müssen wir auf eine Arbeit über die Physiologie der Fortpflanzung von *Eurotium repens,* welche Klebs früher als die *Sporodinia*-Arbeit in seinem Werke über die Fortpflanzungs-Physiologie — Jena 1896 — mitgetheilt hat, kurz zurückgreifen, weil die hier gewonnenen Resultate für seine späteren Auffassungen massgebend geworden sind. Eine Beobachtung, die man auf jeder Objectglascultur von *Eurotium* leicht machen kann, dass nämlich ein Sporangienträger, wenn er mit dem flüssigen Nährsubstrat in Berührung kommt, nicht mehr ein Sporangium erzeugen kann, sondern zu Mycelien auswächst, führte Klebs zu der Betrachtung, dass sich ein Mycelfaden nur in der Luft zu einem Sporangium entwickeln könnte. Es müssten also in der Luft jene Agentien vorhanden sein, welche den Bildungsprocess, der für die Entwickelung eines Sporangiums nothwendig ist, erst herbeiführen. Er weist nun nach, dass es weder der Sauerstoff-, noch der Stickstoff-, noch der Kohlensäure-Gehalt der Luft sei, der hierfür verantwortlich gemacht werden könne, auch nicht eine Beschränkung des Wassergehaltes der Hyphen an sich, wie sie durch andere Mittel herbeigeführt werden kann, sondern dass es der Mangel an flüssigem Wasser in der Luft sein müsse, oder, wie er sich an einer anderen Stelle ausdrückt, der verschiedene Aggregatzustand des Wassers in Flüssigkeit und in Luft. Dieser Mangel an Wasser in der Luft wäre die Veranlassung zur Transpiration, und die Nothwendigkeit, in der Luft Wasser abzugeben, sei nun als derjenige Reiz anzusehen, der die Ausbildung eines Fructifications-Organes aus einer Lufthyphe auslöst. Wie bei *Eurotium repens* und den ihre Conidien nur in der Luft ausbildenden Formen allgemein, so ist nach Klebs auch bei *Sporodinia grandis* die Transpiration als die Ursache der Formausbildung dieser Organe anzusehen.

Aber noch viel weitergehender sei dieser Einfluss der Transpiration bei *Sporodinia.* Hier werde auch die Ausbildung der beiderlei Fructifications-

[1]) van Tieghem, Nouvelles recherches sur les Mucorinées, Ann. des Sc. nat. Ser. VI. T. 1. 1875. — Georg Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. *Sporodinia grandis.* Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. 32. Band 1898.

organe in erster Linie durch den Grad ihrer Einwirkung bedingt, und es entscheide daher der Feuchtigkeitsgehalt der Luft darüber, ob auf einem geeigneten Substrate Sporangien oder Zygoten ausgebildet werden.

Die Ausbildung der Zygoten sei aber noch an das Vorhandensein anderer, im Substrate liegender Factoren gebunden, „sie sind nothwendig, damit die Mycelien jenen normalen Reizzustand besitzen, der die sichere Reaction auf die Transpirationsgrösse gestattet.“ Als diese im Substrate liegenden Bedingungen für die Zygotenbildung sind nach Klebs die Nährstoffe selbst anzusehen. Diese zerfallen in solche, welche für den Geschlechtsprozess nothwendig sind und als zygotenbildende bezeichnet werden, und solche, welche die Sporangienbildung besonders begünstigen.

Die grösste Menge der Kohlehydrate, welche einzeln daraufhin geprüft wurden, und die sauren pflanzensauren Salze seien zygotenbildend, von den stickstoffreichen Nährstoffen besonders das Pepton sporangienzeugend. Diejenigen Nährstoffe, welche zygotenbildend sind, zeigen diese Wirkung erst von einer bestimmten Concentration an, welche für die verschiedenen Stoffe verschieden ist. Sie lassen sich hiernach in eine Reihe ordnen, in der ihre verschiedene Werthigkeit für den Geschlechtsprozess zum Ausdruck kommt. Der Wassergehalt des Substrates sei von keiner wesentlichen Bedeutung, ebenso seien alle anderen Factoren, wie Temperatur, Licht etc. nur insofern wirksam, als sie Aenderungen der Transpiration mit sich bringen.

In morphologischer Beziehung bezeichnet Klebs beide Organe als homologe, „aus den gleichbeschaffenen Lufthyphen entstehend und in ihren Anfangsstadien als dichotom verzweigte Fäden sehr gleichartig gestaltet.“

3. Der Einfluss des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft auf die Ausbildung der Fructifications-Organe.

Die Meinung von Klebs, dass die Transpiration der auslösende Reiz für die Bildung der Fructifications-Organe in der Luft sei, beruht auf der Voraussetzung, dass die Mycelfäden eines fructificirenden Schimmelpilzes so gleichwerthig seien, dass aus einem jeden von ihnen ein Conidienträger sich bilden könne, sobald die Transpiration einwirkt.

Wenn man aber die Anlage der Conidienträger an den Mycelien der Zygomyceten genauer verfolgt, so findet man, dass sich keineswegs beliebige Mycelfäden zu Conidienträgern ausbilden können. Auf den Objectträger-Culturen von Schimmelpilzen sieht man immer Mycelfäden aus dem Flüssigkeitstropfen herauswachsen und sich mit der Luft in Berührung auf dem Glase ausbreiten, ohne deswegen zu einem Fruchtträger auszuwachsen.

Ich verfolgte das Wachsthum und die Ausbreitung der Mycelien vieler Schimmelpilze, indem ich von einer Spore ausging, die in die Mitte einer dünnen Agar-Agar-Nährschicht, in einer Petri'schen Schale befindlich, ausgesät wurde. Es zeigte sich in allen Fällen, dass aus der Spore zunächst ein kleines Mycelium entsteht und dass die Fructification erst nach bestimmter Zeit vom Centrum des Fadensystemes aus erfolgt, wenn dieses einen mehr

oder minder grossen Umfang angenommen hat. Bezüglich der Anlage der Fruchtträger lassen sich zwei Fälle unterscheiden:

Entweder bilden sie sich aus der Verlängerung wachsender Mycelfäden, wie bei *Sporodinia,* oder sie entstehen als directe secundäre Ausgliederungen der Hauptfäden des Myceliums, wie z. B. bei den *Mucor mucedo*-Formen [1]).

In jedem Falle documentirt der dazu auswachsende Faden sogleich seine veränderte Natur, indem er

1. von Anfang an eine andere Wachsthumsrichtung einschlägt, meist senkrecht zu derjenigen der Mycelfäden,
2. Structur (Durchmesser und Membranverdickung) und Wachsthum modificirt, und
3. gegen äussere richtunggebende Einflüsse empfindlich wird.

Bei *Phycomyces* z. B. schwillt der Faden, welcher zum Sporangienträger auswächst, zwiebelartig meist bis über das Vierfache seines bisherigen Durchmessers an, noch bevor er die Luft erreicht hat, um sich so im Substrate zu verankern; in anderen Fällen ist die gestaltliche Veränderung erst später sichtbar. In jedem Falle ist der Ort ihrer Anlage ein durch innere Verhältnisse bestimmter, und die Anlage der fructificirenden Träger erfolgt stets in einer gewissen Entfernung von den wachsenden Enden des sich ausbreitenden Myceliums. Wie die Mycelien sich dann gleichmässig weiter fortsetzen, so entstehen nach rückwärts von Neuem entsprechende Kreise von jungen Anlagen, und so kommt das concentrische Wachsthumsbild zu Stande, wie wir es bei fast allen Schimmelpilzen beobachten, besonders wenn wir sie auf durchsichtigen Platten ziehen und ihre Ausbreitungsweise in der Durchsicht beobachten, z. B. bei *Penicillium.*

Sehr schön sind diese Verhältnisse zu sehen in einem aus einer Spore gezogenen Mycelium von ***Phycomyces,*** das sich auf einer nährstoffreichen Agar-Agar-Platte ausbreitet. Zu äusserst sieht man den Kreis der radial weiter wachsenden Mycelenden, von denen ein Theil sich in die Luft erhebt, ohne jemals Sporangien auszubilden. Etwa 1,5 cm vom Rande entfernt entstehen die ersten Sporangien-Anlagen, durch ihr glänzendes Aussehen und ihre senkrecht zur Ausbreitungsebene des Substrates erfolgende Wachsthumsrichtung sofort als Sporangienträger charakterisirt und mit den Luftmycelien nicht zu verwechseln. (Fig. 7 zeigt, wie an zwei Stellen die Fruchtträger bei ***Mucor mucedo*** an den Hauptfäden angelegt werden.) Hat das Mycelium eine Ausdehnung von etwa 5 cm im Durchmesser erreicht, dann sind die im Centrum befindlichen Sporangienträger bereits lang ausgewachsen, und nach der Peripherie hin folgen die Kreise der jüngeren Anlagen in den verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung. Noch auffälliger treten diese periodischen Wachsthumskreise bei ***Thamnidium*** äusserlich in die Erscheinung, woselbst die beiden Sporangienfruchtformen auf geeignetem Nährboden zeitlich hintereinander an den Mycelien entstehen, zuerst die Sporangien und dann die Sporangiolenform. Indem beide Formen nun in den verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung eine verschiedene Schattirung besitzen, kommt eine grosse Anzahl farbiger concentrischer Kreise zu Stande, die der Ausdruck für die beschriebene Entstehungsweise der fructificirenden Träger sind.

---

[1]) Fig. 7 vergl. auch Brefeld, ***Mucor mucedo,*** Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft 1, 1872.

Die Feststellungen von **Klebs** können sich daher nur darauf beziehen, warum eine zum Fructifications-Organ bestimmte Hyphe nur in der Luft ihre normale **Weiterbildung** erfahren kann, und da spielt allerdings die Transpiration eine bedeutsame Rolle.

Nun soll aber der Feuchtigkeitsgehalt der Luft durch den verschiedenen Grad seiner Einwirkung bei *Sporodinia* auch gleichzeitig darüber entscheiden, ob eine junge Fruchtträgeranlage zum Sporangienträger oder zur Zygotenfruchtform auswächst. An den bisher ausgeführten Brotculturen konnte ich stets beobachten, dass Sporangien und Zygoten zu gleicher Zeit und neben einander zur Ausbildung gelangten. Es ist daher schwer einzusehen, wie in derselben Cultur und auf derselben Entwickelungshöhe ein verschiedener Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Ursache zu ihrer verschiedenen Ausbildung gewesen sein soll. Es kann aber einen gewissen Feuchtigkeitsgehalt der Luft geben, der beide Bildungen in gleicher Weise begünstigt, und es war daher nothwendig, die Einwirkung verschieden feuchter Luft zu prüfen. Wie ich bereits hervorhob, sind fast alle Zygomyceten zu ihrer normalen Entwickelung auf eine hinreichend feuchte Atmosphäre angewiesen, desshalb wird auch ihre Cultur in bedeckten Gefässen ausgeführt, in denen sich erfahrungsgemäss die Luft genügend feucht halten kann. Um nun den Einfluss eines verschiedenen Feuchtigkeitsgehaltes beurtheilen zu können, war es erforderlich, mit dem Ergebnisse in so bedeckten Culturschalen das Resultat solcher Culturen zu vergleichen, die sowohl in sehr feuchter, als auch in trockener resp. sehr trockener Luft gehalten wurden. Eine genaue Bestimmung dieses Feuchtigkeitsgehaltes war nicht gut möglich, da es darauf ankommt, diesen Gehalt direct über dem Substrate zu bestimmen, woselbst die jungen Träger die Beeinflussung erfahren sollen. Ich habe mich daher damit begnügt, die Ausführung der Versuche in der nachstehend beschriebenen Anordnung unter der Einwirkung eines vierfach verschiedenen Feuchtigkeitsgehaltes der Luft vorzunehmen.

I. Cultur-Reihe.

Kleine Brotscheiben, etwa 20 g schwer, wurden nach der **Brefeld**'schen Methode in Wasser von ca. 70° fünf Minuten lang aufgeweicht, wobei das Brot etwa das Doppelte seines Gewichtes an Wasser aufnimmt. Darauf wurden die Stücke in gläserne Culturschalen (10 cm breit und 7 cm hoch) gebracht, mit Glasdeckeln bedeckt und ein Theil von ihnen mit den Sporen von *Sporodinia* geimpft. In die anderen Schalen wurde ein kleines myceldurchwachsenes Substrat-Stückchen zur Aussaat hereingebracht. Die Sporen wie die Mycelien stammten von einer reinen Brotcultur, die aus den Sporangien-Sporen gekeimter Zygoten gezogen war. Nachdem alle Culturen mittelst steriler Nadeln geimpft waren, wurde die Hälfte von ihnen mit je 10 ccm verdünntem Pflaumensaft übergossen. Nach zwei Tagen, bevor noch eine Fruchtträgeranlage auf der Oberfläche der Cultur sichtbar war, wurden je vier der verschieden präparirten und

geimpften Culturen der Einwirkung verschieden feuchter Luft in folgender Weise ausgesetzt:

I. Anordnung. 4 Culturgläser blieben, mit den Glasdeckeln bedeckt, im Culturschranke stehen (normalfeuchte Luft).

II. Anordnung. 4 Culturen wurden unbedeckt in eine feuchte Kammer gebracht, wie sie Klebs anwendet. Es wurden die einzelnen Culturen in der Kammer noch mit mehreren Lagen triefend feuchten Filtrirpapieres lose bedeckt (feuchtigkeitsgesättigte Luft).

III. Anordnung. Die Culturen blieben unbedeckt, nur mit sublimatisirtem Fliesspapier überbunden, auf dem Tische des geheizten Zimmers stehen, der trockenen Zimmerluft ausgesetzt (trockene Luft).

IV. Anordnung. Die Culturen wurden unbedeckt unter einer luftdicht abgeschlossenen grossen Glocke neben mehreren mit Chlorcalcium gefüllten Culturgläsern aufgestellt (sehr trockene Luft).

Das Resultat dieser Versuche lässt sich dahin zusammenfassen, dass in allen Fällen nur Sporangien gebildet wurden, mit Ausnahme der beiden pflaumensaftgetränkten Culturen, welche an trockener Luft standen. Hier hatten sich aus den später zu erörternden Gründen Zygoten an den Stellen ausgebildet, wo das Brot und die Glaswand seitliche Zwischenräume offen liessen. Trotzdem eine sehr üppige Vegetation des Pilzes in den Culturen der I. und II. Anordnung stattfand, hat der Feuchtigkeitsgehalt der Luft unter den mitgetheilten Versuchsbedingungen eine Einwirkung auf die Ausbildung der Zygoten nicht auszuüben vermocht. Dagegen ist die Einwirkung auf die Ausbildung der Sporangien selbst eine höchst characteristische, und zwar betrifft sie das Verhältniss zwischen dem Sporangienträger und seinem Sporangium. Betrachten wir dieses Verhältniss in den einfach bedeckten Culturen, in denen die Träger etwa 5—8 cm lang werden und an ihrer Spitze ein wohlausgebildetes Sporangium tragen, als das normale, so zeigt sich, dass mit zunehmender Feuchtigkeit die Ausbildung der Träger gegenüber derjenigen des Sporangiums gefördert wird und dass bei zunehmender Trockenheit das Umgekehrte eintritt. Diese Einwirkung steigert sich dahin, dass bei grosser Trockenheit unmittelbar auf der Oberfläche des Substrates die Sporangien an sehr kurzen Trägern erscheinen und umgekehrt in feuchtgesättigter Luft die Träger bis über den Gefässrand hinauswachsen und nur vereinzelt an ihrer Spitze ein normales Sporangium ausbilden. Bezüglich der Culturen der I. Anordnung mit normaler Feuchtigkeit der Luft ist noch besonders hervorzuheben, dass sich die Sporangien an den wohlausgebildeten Trägern nur in den oberen, trockneren Luftschichten vorzugsweise ausbilden, wie es die Figur 8, die Photographie einer solchen Brotcultur, zeigt; ebenso wird auch oft beobachtet, dass ihre Bildung zwischen Deckel und Gefässrand da, wo die trockene Luft einwirkt, besonders reichlich statthat. Niemals wachsen die Träger durch den Deckelspalt hinaus, wie es diejenigen von *Phycomyces* thun können. Die abnormale Ausbildung der Sporangien in der II. Anordnung bei feuchtigkeitsgesättigter Luft erklärt sich leicht,

wenn man die Culturen näher untersucht. In Folge der unvermeidlichen Temperaturschwankungen schlagen sich zahlreiche grössere und kleinere Flüssigkeitstropfen auf den Sporangienträgern und an den Gefässwandungen nieder; sie können nicht wieder verdunsten und werden in dem Gewirr der Fäden zurückgehalten. Da wo ein Träger aber dauernd mit Flüssigkeit in Berührung bleibt, beginnt er sich mycelartig zu verzweigen und ist schliesslich nicht mehr im Stande, normale Sporangien auszubilden. Wo solche Sporangien ausnahmsweise auftreten, keimen die eben gebildeten Sporen sofort aus, und man bekommt in solchen Culturen das typische Sporangienbild niemals zu sehen. Nur vereinzelte Träger, welche lang über die Gefässwand herabwachsen und ohne einen feuchten Gegenstand zu berühren in der Luft hängen, bilden an ihrer Spitze auch in feuchtgesättigter Luft normale Sporangien aus[1]).

Die Culturen der III. Anordnung zeigten ein entgegengesetztes Bild. Sie waren grau von den kurzen Sporangien, die ihre Oberfläche bedeckten. Hier ist die Gesammtentwickelung des Pilzes gegenüber der Cultur in normaler Feuchtigkeit beeinträchtigt, da ja die Oberfläche schnell eintrocknet und die weitere Entwickelung verzögert. Sorgte ich aber dafür, dass dieses Eintrocknen nicht so stark wird, indem ich die Oberfläche öfter anfeuchtete, dann konnte ich durch die Wägung der Gesammternte feststellen, dass das Kleinbleiben der Träger an sich eine Schädigung der Vegetation des Pilzes ebensowenig herbeiführt, wie bei übergrosser Feuchtigkeit das Auswachsen derselben. Gleiche Broteulturen zeigten nach gleicher Zeit bei verschiedenem Feuchtigkeitsgehalt der Luft unter sonst gleichen Culturbedingungen ziemlich gleiches Erntegewicht.

Als ich später gefunden hatte, dass in der vorstehend beschriebenen Versuchsreihe die Sporangien nur wegen der Beschaffenheit des Substrates (Brotes) zur alleinigen Ausbildung gelangt waren, habe ich den Einfluss des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft nun auch auf solchen Substraten geprüft, die sowohl fast ausschliessliche Zygotenbildung, als auch Zygoten- und Sporangienbildung zu gleicher Zeit gestatteten. Auch diese Versuche wurden so, wie in der ersten Reihe, in vier Anordnungen angesetzt und führten zu den folgenden Resultaten, die ich bereits an dieser Stelle des Zusammenhanges wegen mittheile.

Als Substrate, behufs ausschliesslicher Zygotenbildung, kamen Bananen und wasserdurchtränkte Backpflaumen, zur gleichzeitigen Entwickelung von Zygoten und Sporangien getrocknete Steinpilze zur Verwendung. Die Bananen und Pflaumen wurden entsprechend zerschnitten und ebenso wie die im Wasser aufgeweichten Steinpilze im Dampftopfe sterilisirt.

---

[1]) Besonders schön kann man dies unter den feuchten Glocken bei Objectträger-Culturen beobachten, wo vereinzelte Träger von den Gläsern in den feuchtgesättigten Raum lang herabhängen und an ihrer Spitze ein schön ausgebildetes Sporangium tragen.

Das Resultat aller dieser Versuche stimmt nun darin überein, dass sich die Zygoten auch in der feuchtesten Luft ebenso gut ausbilden können, als in normalfeuchter. Eine nähere Untersuchung zeigte dann auch, dass die Verschmelzung und Reifung der Zygoten stattfindet, ohne dass die für ähnliche Bildungen so characteristische Wasserausscheidung in Tropfenform an ihnen selbst zu beobachten wäre. Diese trat nur an ihren kurzen Trägern in gleicher Weise wie bei den Sporangienträgern ein. Für die Beurtheilung der Zygotenbildung ist dies ebenso bemerkenswerth wie der Umstand, dass die Zygoten bei einer gewissen Trockenheit der Luft sich unter Umständen nicht mehr ausbilden können. Wenn sehr trockene Luft direct einwirkte, so wurden sie nur an den Stellen ausgebildet, wo zwischen dem Substrate und der Gefässwand sich seitlich eine etwas grössere Feuchtigkeit halten konnte. Ist das Substrat für die Zygotenbildung sehr geeignet und von genügend feuchter Oberfläche, wie auf künstlichen Schwammculturen (oder mit einer Substrathaut bedeckt), dann können sich die Zygoten auch an offener und trockener Luft bilden, besonders wenn sich die copulirenden Aeste bereits im Zustande der Verschmelzung befinden [1]).

In all' den Fällen nun, in denen die Zygotenbildung durch die trockene Luft verhindert werden kann, werden statt ihrer eine Anzahl von Sporangien ausgebildet in der Modification, wie wir sie an trockener Luft kennen gelernt haben.

Dass es sich hier in der That um eine directe Verhinderung der Zygotenbildung handelt, lässt sich am besten auf Plattenculturen unter dem Mikroskop beobachten. Nahm ich den Deckel der Petri'schen Schale ab, so konnte ich verfolgen, wie während der Besichtigung unter der Einwirkung der trockenen Luft alle jungen Träger, auch solche in vorgeschrittener Bildung, vertrockneten. Es entstanden dann stets neue Träger, an welchen Sporangien sich ausbildeten. Niemals habe ich im Laufe meiner Untersuchungen beobachten können, dass ein junger Zygotenträger sich zu einem Sporangienträger umwandeln oder selbst Sporangien ausbilden konnte, ebensowenig wie jemals gesehen worden ist, dass an oder auf einem Sporangienträger sich Zygoten entwickelt hätten. Kann also kein Zweifel darüber bestehen, dass es sich hier um eine Verhinderung der Zygotenbildung handelt, so konnte ich gleichzeitig durch die Wägung der abgehobenen Fructificationsorgane feststellen, dass in allen Fällen, in denen die Zygotenfruchtform durch trockene Luft in der Bildung verhindert wurde, die alsdann eintretende Sporangienbildung nur einen Bruchtheil der normalen Zygotenernte darstellt.

Die Thatsache, dass hier in diesem Falle die trockene Luft, indem sie die Zygotenbildung verhindert, gleichzeitig die Veranlassung für die Sporangienbildung wird, könnte nun für die Meinung von Klebs in Anspruch genommen werden, dass es sich hier doch um eine gestaltende Einwirkung der Transpiration auf die jungen Fructifications-Anlagen handele. Selbst wenn

[1]) Die Einwirkung der trockenen Luft hat einen entsprechend grösseren Zufluss von Nahrungsstoffen und dementsprechend einen schnelleren Reifungsprocess zur Folge. Man kann die Zygoten unter diesen Umständen innerhalb weniger Stunden ausreifen und schwarz werden sehen; daraus folgt weiter, dass ihre Ausbildung durch die trockene Luft verhindert wird, sobald ein ausreichender Nährstoffstrom ihnen nicht mehr zugeführt werden kann.

man das annehmen wollte, würde diese Beeinflussung als eine secundäre zu betrachten sein, der diejenige voraufgegangen ist, welche die jungen Träger in normalfeuchter Luft zu Zygoten gebildet haben würde.

Die Beobachtungen endlich auf den Substraten mit beiderlei Fructifications-Organen sind einzig und allein auf die bisher beschriebenen Einwirkungen zurückzuführen. Auch das relative Mengenverhältniss der beiden gleichzeitig auftretenden Fruchtformen wird durch die Transpiration nach meinen Beobachtungen nicht merklich beeinflusst. Höchstens könnte es sich hier unter gewissen Bedingungen um Einflüsse secundärer Art handeln.

Ich kann die bisher gewonnenen Resultate also dahin zusammenfassen:

1. in allen Culturen, in denen die üppigste Sporangienbildung statt hat, erweist sich die Transpiration für die Ausbildung der Zygoten ohne jede Wirkung;
2. in den Culturen mit fast ausschliesslicher Zygotenbildung vermag sie innerhalb normaler Grenzen ebensowenig einen Einfluss auszuüben. Bei allzugrosser Einwirkung kann sie unter Umständen ihre Bildung verhindern, und es lässt sich nachweisen, dass erst in Folge dieser Verhinderung die Ausbildung der Sporangien statt hat;
3. auf den Substraten mit beiderlei Fructificationsorganen findet eine Beeinflussung zu Gunsten der einen oder anderen Fruchtform nicht anders statt, als wie es sich aus 1 und 2 ergiebt.

Wir müssen hieraus schliessen, dass die Transpiration **nicht** als die auslösende Ursache für die Bildung der Fructificationsorgane anzusehen ist, noch auch irgend welchen Einfluss auf die Entstehung der beiderlei Formen des Pilzes ausübt.

Um nun die eigentlichen Bedingungen ihrer Ausbildung aufzufinden, erschien es mir nothwendig, erst den morphologischen Gang der Entwickelung unseres Pilzes genauer kennen zu lernen, zu verfolgen wie aus den Sporen das Mycelium, aus diesem die beiderlei Fructificationsanlagen gebildet und wie diese dann weiter differenzirt werden.

4. Das Mycelium und seine Ausbreitung.

Wenn man eine Spore von *Sporodinia* in einen Tropfen Nährlösung oder auf ein festes Nährsubstrat bringt, so treibt dieselbe schon im Verlaufe weniger Stunden einige Keimschläuche, die zunächst, ohne sich zu verzweigen, weiterwachsen, dann aber, falls das Substrat gleichmässig und günstig zusammengesetzt ist, nach allen Seiten gleichartige Seitenzweige ausbilden, so dass die Keimspore bald im Centrum eines querwandlosen Fadensystems gelegen ist.

Ist das Substrat von verschiedener Zusammensetzung, so verzweigen sich die Fäden an der Seite am stärksten, an welcher dasselbe am günstigsten beschaffen ist. Bringt man auf ein geeignetes festes Substrat an einem Punkt mehrere Sporen zusammen, so treiben sie alle ihre Keimschläuche nur an der Peripherie, und jeder Keimschlauch verzweigt sich nur nach einer

Richtung, so dass seine Verzweigungen nicht in die Ausbreitungsbezirke der Nachbarsporen hineinwachsen, wie es die Mycelien verschiedener Pilze zu thun pflegen. So kommt auch ein einheitliches Fadensystem zu Stande, wenn man mehrere Sporen zugleich an einer Stelle aussät. Die Keimschläuche und ihre ersten Verzweigungen bleiben als bevorzugte Hauptfäden im ganzen Systeme bestehen, da sie vermöge ihres Alters einen Vorsprung in der Ernährung haben. Die Art, wie sie sich verzweigen, richtet sich nach der Qualität des Nährsubstrates. In reinem destillirten Wasser bilden sie, indem sie weiterwachsen, nur sehr wenige seitliche Verzweigungen aus. Je günstiger die Zusammensetzung der Nährlösung, um so reichlicher ist die Verzweigung der Hauptfäden und um so öfter tritt an ihrer Spitze dichotome Gabelung ein. Alle Seitenzweige setzen sich in spitzem Winkel an die Hauptäste an und wachsen wie diese in centrifugaler Richtung. Je reichlicher die Ernährung in der Zeiteinheit stattfindet, um so mehr spreizen die Nebenäste von den Hauptästen ab, bis der Winkel sich fast einem Rechten nähert. (Fig. 1 zeigt ein üppig, Fig. 6 ein schlecht ernährtes Mycelium des Pilzes.) Doch machen sie dann leichte Krümmungen, um die radiale Ausbreitungsrichtung einzuhalten.

Man kann nun unterscheiden zwischen der Ausbreitung eines solchen Myceliums auf einem festen Substrate, wie es in der Natur wohl ausschliesslich vorkommt, und in Flüssigkeiten. Zwingt man ein Mycelium, indem man ein damit befallenes vollkommen steriles festes Substrat in Wasser oder Nährlösung untertaucht, in einer Flüssigkeit zu wachsen, so sieht man, wie es nach allen Richtungen des Raumes sich gleichmässig ausbreitet. Wenn die Oberfläche nicht erreicht werden kann, dann kommt ein solches Mycelium niemals zur Fructification, es sendet auch keine ungleichartigen Ausgliederungen aus, die als Anlagen von Fructificationsorganen gedeutet werden könnten. Nur wenn es die Oberfläche der Flüssigkeit erreichen kann, dann bildet es, genügende Ernährung vorausgesetzt, auf ihr eine Haut, und von dieser erheben sich die Fortpflanzungsorgane in die Luft. Auf einem festen Substrate findet die Ausbreitung des Myceliums von *Sporodinia* in characteristischer Weise nach den verschiedenen Richtungen des Raumes verschieden statt. Dies lässt sich nur auf geeigneten durchsichtigen und festen Substraten verfolgen, in geschlossenen Petri'schen Schälchen. Auf einer Agar-Agar-Schicht von etwa 4 mm Dicke, welche 15—20% feste Nährstoffe in richtiger Zusammensetzung enthält, bekommt man ein üppig sich ausbreitendes Mycel, wie es die Fig. 1 darstellt. Es zeigt sich zunächst, dass die Ausbreitung der Mycelfäden des Pilzes nur in einer Ebene, parallel der Oberfläche erfolgt. Selbst wenn die Gelatine oder Agar-Agar-Nährschicht sehr dick ist, wird diese Richtung vollständig beibehalten, und es gehen keine Hauptstränge in wesentlich anderer als der Oberflächen richtung in die Gelatine hinein. Nachdem die Fäden ausgewachsen sind, treten an ihnen im ganzen Verlaufe kurze, dünnere, spitz zulaufende, meist büschelartig angeordnete Verzweigungen auf; sie wachsen meist schräg nach unten in das Substrat hinein, woselbst sie sich nur wenig verzweigen und verlängern.

(Fig. 3 und 4.) Diese anders gearteten secundären Mycelausgliederungen kommen in geringer Ausbildung, an ihren spitzen kurzen Endigungen kenntlich, auch an weniger üppig ernährten Mycelien und auch in Flüssigkeiten vor. (Fig. 2.)

So differenziren sich die Mycelien von *Sporodinia* in solche Fäden, welche in der Richtung der Oberfläche fortwachsen und andere, welche, von diesen ausgehend, in das Substrat hineinwachsen. Da die Oberseite der Hauptfäden derartige Nebenfäden nicht besitzt, so orientirt sich das Mycelium des Pilzes in eine Ober- und in eine Unterseite.

Wie die Fig. 6 zeigt, ist dies bei schlecht ernährten Mycelien, die einen ganz anderen Habitus besitzen, nicht oder nur andeutungsweise der Fall. Auch viele andere Pilze besitzen an den Hauptfäden solche ungleichwerthige Ausgliederungen, besonders schön zeigt dies *Mucor mucedo*, wenn er auf gutem Substrate üppig wächst (Fig. 7). Bei verschiedenen anderen *Mucorineen* habe ich solche Fäden zweiter Ordnung nicht beobachtet.

Die bevorzugte Ausbreitung der Pilzhyphen vor der Fructification und parallel der Oberfläche hat bei *Sporodinia* voraussichtlich den bestimmten Sinn, sich zunächst des Substrates zu bemächtigen und dasselbe zu umspinnen, bevor es von anderen Organismen gleichfalls befallen wird. Ein Blick auf die Fig. 1 zeigt uns, wie besonders die Art der Verzweigung und die Anordnung der Fäden so getroffen ist, dass die ganze Oberfläche einheitlich davon wie von einem gewebeartig verbundenen Fadennetze bedeckt wird. Da jeder Faden aber frei wächst und nur an seiner Entstehungsstelle mit dem übrigen System in wirklicher Verbindung ist, so fragt es sich, wie dieses einheitliche gewebeartige Wachsthum zu Stande kommt.

Wir haben bereits gesehen, wie die Keimschläuche der Sporen nur nach den Richtungen auswachsen, die nicht schon durch andere Schläuche besetzt sind. So wachsen auch die Fäden eines Verzweigungssystems, trotzdem sie sich alle in dieselbe Ebene ausbreiten, nicht so ineinander, dass ein Faden dem anderen in den Weg käme. Nur bei sehr üppiger Ernährung wachsen die Fäden manchmal dicht aneinander, gewöhnlich sind sie durch gewisse Zwischenräume von einander getrennt, um so mehr, je geringer der Nährstoffgehalt des Substrates ist. Die Anzahl der in bestimmter Zeit von einem Mycelium angelegten Verzweigungen ist ebenso wie von der Beschaffenheit des Substrates von der zeitlichen Entwickelung abhängig, die das Mycelium bereits zurückgelegt hat. Auf einem Substrat von günstiger Zusammensetzung entspricht die mit dem zeitlichen Fortschritt vermehrte Verzweigung der wachsenden Spitzen eines einheitlichen Pilzsystems etwa dem durch die centrifugale Ausbreitung vermehrten Raum. So kommt das Ausbreitungsbild zu Stande, wie es die Fig. 2 zeigt, in der wir Tausende von freien wachsenden Spitzen in Reih und Glied nebeneinander auf der Oberfläche vordringen sehen. Alle diese Fäden wachsen in den künstlichen Substraten auf, oder sehr nahe unter der Oberfläche[1]), so dass man ihre Conturen fühlen könnte, wenn man ein genügend feines Tastgefühl besässe.

[1]) Auf den lebenden Pilzfruchtkörpern scheint er tiefer in die Gewebe einzudringen, jedenfalls ist hier ein Umspinnen der Oberfläche zunächst nicht zu beobachten.

Da sie das Licht reflectiren, kann man sie bei geeigneter Beleuchtung sichtbar machen und photographiren (Fig. 1).

Characteristisch für das gut ernährte Mycel von *Sporodinia* sind die schönen Bogenlinien der Mycelfäden, welche das Substrat umspinnen, die Art ihrer Verzweigungen und ihre gleichmässige Beschaffenheit. Mit dem zeitlichen Fortschritt der Entwickelung nimmt aber nicht blos die Anzahl der Verzweigungen, sondern auch die Schnelligkeit des Wachsthums bis zu einem optimalen Werth ständig zu, das zeigt die folgende Zusammenstellung:

A. Auf Platten von 8 cm Durchmesser.

A	In d. erst. 24 St. incl. Keimung	radial. Zuw.	0,5 cm	=	1 fach.	Wachsthumsgeschw.
	In d. folg. 24 „	„ „	1,0 „	entspr. d.	2 „	„
	„ „ „ 12 „	„ „	1,0 „	„ „	4 „	„
	„ „ „ 12 „	„ „	1,5 „	„ „	6 „	„
B	In d. erst. 24 St. incl. Keimung	radial. Zuw.	0,8 cm	=	1 fach.	Wachsthumsgeschw.
	In d. folg. 12 „	„ „	1,0 „	entspr. d.	2,5 „	„
	„ „ „ 12 „	„ „	1.6 „	„ „	4 „	„
	„ „ „ 14 „	„ „	2,0 „	„ „	4,3 „	„

B. Auf Platten von 22 cm Durchmesser.

Erste Periode.

	In d. erst. 24 St. incl. Keimung	radial. Zuw.	0,8 cm	=	1 fach.	Wachsthumsgeschw.
C	In d. folg. 12 „	„ „	1,0 „	entspr. d.	2,5 „	„
	„ „ „ 10 „	„ „	1,4 „	„ „	4 „	„
	„ „ „ 16 „	„ „	2,0 „	„ „	3,7 „	„

Zweite Periode.

C	In d. folg. 8 St. incl. Keimung	radial. Zuw.	0,6 cm	entspr. d.	3 fach.	Wachsthumsgeschw.
	„ „ „ 12 „	„ „	2,0 „	„ „	5 „	„
	„ „ „ 17 „	„ „	3,0 „	„ „	5,4 „	„

Die angegebenen Zahlen wurden so gewonnen, dass die Ausbreitung der Mycelien nach den angegebenen Zeiträumen durch Linien auf dem Glase markirt und in den so gezeichneten concentrischen Linien die entferntesten Punkte in radialer Richtung gemessen wurden. Einen Anspruch auf absolute Genauigkeit können diese Zahlen nicht haben, weil es mir nicht möglich war, die Temperatur in den Culturräumen ganz gleichmässig zu reguliren. Die Zahlen, die den Durchschnitt aus einer Anzahl gleichzeitig ausgeführter Versuche angeben, beweisen, dass mit ihrer Ausbreitung eine zeitlich gesteigerte Wachsthumsgeschwindigkeit der Mycelien stattfindet. Sie zeigen auch, dass die Geschwindigkeit eine ziemlich gleichmässig beschleunigte ist, bis sie einen bestimmten Höhepunkt erreicht hat. Nimmt man grössere Wachsthumsflächen, so sieht man, dass von einem bestimmten Zeitpunkte an, der mit dem Auftreten der Fructificationsorgane zusammenfällt, die Wachsthumsgeschwindigkeit beträchtlich sinkt, um dann wieder zu einem Höhepunkt anzusteigen. Könnte man sehr grosse sterile Platten verwenden, so müssten sich diese Perioden, die mit dem Auftreten der Fructification ihren Endpunkt erreichen, auch hier als Wachsthumskreise markiren, von denen der erste

bereits 7 cm Durchmesser hätte. In hohem Grade unabhängig von der Zusammensetzung des Substrates hat das Mycelium von *Sporodinia* ihr Wachsthumsoptimum etwa nach drei Tagen erreicht, nachdem die einzelnen Fäden einen Raum von ca. 3,5 cm Durchmesser durchwachsen haben. Ein solches Mycel hat 7 cm im Durchmesser. Es entspricht diese Wachsthumsausbreitung, welche der Fructification vorangeht, voraussichtlich der Anpassung des Pilzes an das Volumen derjenigen Substrate, welche ihm in der Natur zur Verfügung stehen. Das Maximum der in diesen Versuchen erreichten Wachsthumsgeschwindigkeit der Hyphen von 1,4 mm in der Stunde übertrifft die in den ersten 24 Stunden erreichte Anfangsgeschwindigkeit desselben Myceliums unter den gleichen übrigen Bedingungen um das sechsfache.

Wenn man den in bestimmten Zeiträumen von einem wachsenden Mycelfaden zurückgelegten Weg durch die Stundenzahl seines Wachsthums dividirt, so erhält man eine mittlere Wachsthumsgeschwindigkeit, welche für ein gleichbeschaffenes Substrat unter denselben übrigen Bedingungen auch constant, für die verschiedenen Substrate aber verschieden ist. Unter der Voraussetzung genügender Nährstoffmengen ist sie ausser von der Temperatur in erster Linie abhängig von der Concentration der im Substrate gelösten Stoffe. Agar-Agar-Platte C enthält eine verdünnte Nährlösung; die mittlere Wachsthumsgeschwindigkeit beträgt ca. 0,8 mm in der Stunde. Platte A eine concentrirte; die mittlere Geschwindigkeit beträgt 0,55 mm. Platte B enthält eine mittlere Concentration; die Zahl beträgt gleichfalls ca. 0,8 mm. Diese Veränderungen der Wachsthumsgeschwindigkeit durch die Concentration der Nährlösung sind aber bei *Sporodinia* sehr geringe im Vergleich zu den anderen von mir geprüften schnell wachsenden *Mucorineen*, wie das die folgende Zusammenstellung der zu gleicher Zeit gefundenen Zahlen zeigt.

Nähr-Agar: Dextrose 20%, Pepton 7,5%, KCl. 0,2%, $MgSO^4$, Ammon. tart. aa 0,4%. Agar-Agar 2%. — **Temperatur:** 22—24° C.

	Zusammensetzung des Nährbodens	A. Radialer Zuwachs der Mycelfäden in mm nach: 12 Stunden	36	50	58	60	80	88	136	B. Durchschnitts-Zuwachs in einer Stunde in mm nach: 12 Stunden	36	50	58	60	80	88	136	C. Mikroskopisch gemessener Zuwachs in einer Stunde nach: 36 Stunden	50	80
Mucor stolonifer	Nähr-Agar		11	20		11					0,366	1,43		1,0				1,26		
	1 Teil Nähr-Agar 4 „ Wasser- „	6	20	19						0,5	0,83	1,35						1,63		
	1 Teil Nähr-Agar 2 „ Wasser- „ 15% Glycerin			6		8,5	19					0,12		0,85	0,95				0,79	0,79
Sporodinia	1 Teil Nähr-Agar 4 „ Wasser- „		10	15	9						0,3	1,1	0,9					0,868	1,05	
	1 Teil Nähr-Agar 2 „ Wasser- „ 15% Glycerin		7	8	6		13,2	6,5			0,23	0,57	0,75		0,6	0,81				0,52
Phycomyces	1 Teil Nähr-Agar 2 „ Wasser- „		7,5	8	4,5		13				0,2	0,57	0,56		0,52					
Thamnidium	1 Teil Nähr-Agar 2 „ Wasser- „ 15% Glycerin					8		14	24					0,13		0,5	0,5			

Es geht aus der Tabelle weiter hervor, dass auch andere *Mucorineen* ein zeitlich beschleunigtes Wachsthum besitzen.

Wie diese Beschleunigung genauer verläuft, darüber sollen diese Zahlen keine Auskunft geben, da es mir nicht möglich war, alle Factoren, besonders die Temperatur gleichmässig zu gestalten und ich mich begnügen musste, nur in grösseren Zeiträumen mit Hülfe von Tintemarken an den Schalen die Entfernungen zu messen. Nur *Mucor stolonifer*, welcher sich auch sonst ähnlich wie *Sporodinia* verhält, zeigt eine eben so auffällig längere Zeit hindurch gesteigerte Wachsthumsgeschwindigkeit, während z. B. bei *Phycomyces* und *Thamnidium* alsbald ein Optimum erreicht ist, das nun bestehen bleibt.

Während die beiden ersteren Pilze zunächst das Substrat occupiren, bevor sie mit der Fortpflanzung beginnen, legen die meisten anderen, nachdem das Mycelium schon in kurzer Zeit die nöthigen Qualitäten erreicht hat, sehr früh die Fructificationsorgane an. Die Tabelle zeigt gleichzeitig, wie jeder Pilz unter gleichen übrigen Bedingungen eine bestimmte Wachsthumsgeschwindigkeit besitzt, und wie *Sporodinia* nächst *Mucor stolonifer*, der wohl in dieser Beziehung unübertroffen ist, am schnellsten wächst. Es giebt noch eine Form von *Mucor (stolonifer)*, die zur schnellen Gewinnung der Substrat-Oberfläche die denkbar vollkommenste Einrichtung besitzt, die centrifugale Aussendung oberirdischer Stolonen, welche wie die fructificativen Hyphen eine grössere Wachsthumsschnelligkeit erreichen können als die Substratfäden. Ihre Ausbreitungsweise zeigt die Fig. 5.

5. Der Plasmastrom und seine Bedeutung.

Die hohe Differenzirung und Leistungsfähigkeit der Endglieder der grünen Reihe unter den Pflanzen ist ermöglicht durch die Arbeitstheilung, welche in ihrem Zellenstaate durchgeführt ist. Indem bestimmte Zellen während ihres Lebens nur bestimmte Functionen übernehmen, kommt die höchste Gesammtleistung zu Stande. Die Pilze müssen sich dieser durch den gewebeartigen Zusammenschluss ermöglichten Vortheile entschlagen, weil sie den fadenförmigen Aufbau des Vegetationskörpers nicht verlassen können.

Wenn wir nun sehen, welcher mächtigen Entwickelung unser Schimmelpilz in der kurzen Zeit seiner Vegetationsdauer fähig ist und wenn wir dabei die hohe Differenzirung seines Vegetationskörpers etwa mit derjenigen anderer fadenförmiger Organismen, wie der Algen, vergleichen, so werden wir uns fragen müssen, wie das ohne alle Arbeitstheilung durch die gleichwerthigen Functionen einzelner Fadensysteme erreicht werden kann.

Wenn wir die Bilder der Mycelien von *Sporodinia* näher betrachten, so wird uns die Aehnlichkeit mit dem Verzweigungssystem der Gefässbündel in einem Blatte nicht entgehen, und wie wir sehen werden, haben wir hier in der That ein Leitungssystem vor uns, das allerdings nicht blos der Nährstoffleitung zu dienen hat. Der Nährstoffstrom aber, der in diese Bahnen geleitet wird, das ist die schon vielfach beobachtete Plasmaströmung [1]). Sie ist zuletzt von Charlotte Ternetz [2]) bei *Ascophanes carneus* beobachtet und erklärt worden. Die Ursache ihrer Entstehung sollen Turgorschwankungen

---

[1]) Schon Ehrenberg hat bei *Sporodinia* das Einströmen von Protoplasma in die Zygoten beobachtet. Verhandl. Ges. Nat. Freunde, Berlin 1829.

[2]) In Pringsheim's Jahrbüchern, Jahrgang 35, Heft 2.

und ihr Sinn der Ausgleich dieser Schwankungen sein. Die Ursache der Turgorschwankungen wiederum sieht die Verfasserin in den Vakuoligwerden der Hyphen. Da ich meine Beobachtungen nur auf *Sporodinia* und eine Anzahl von *Mucorineen* beschränkt habe, so kann ich auch zunächst nicht aussagen, inwieweit die von Charlotte Ternetz beschriebenen Strömungen mit den hier in Rede stehenden identisch sind.

Die Plasmaströmung lässt sich bereits an jungen Mycelien in den Hauptfäden beobachten, und man kann leicht verfolgen und verstehen, wodurch sie zu Stande kommt. Sobald der geringe Substanzvorrath einer Spore von den ersten Keimfäden verbraucht ist, müssen sich diese ihre Nahrung selbst aufnehmen und bereiten, und das Wachsthum erfolgt daher zunächst recht langsam nach Massgabe der gewonnenen Nahrungsmengen. Die jungen Fäden setzen aber nur an der Spitze das Wachsthum fort und stellen auf ihrer ganzen Oberfläche zugleich mit dem Wachsthum ihre Function der Nährstoffaufnahme nicht ein[1]). So wird im ganzen Fadensystem schon nach kurzer Zeit vom Centrum aus ein Nährstoffüberschuss entstehen müssen, der nach der Peripherie hin seinen Abfluss erstrebt. Die wachsenden Spitzen machen sich diesen Nährstoffüberschuss offenbar zu Nutzen und können das Wachsthum um so intensiver vollziehen, je mehr Nahrung ihnen für dasselbe zugeführt wird. Hiermit im Zusammenhange steht die ständig gesteigerte Wachsthumsschnelligkeit der Mycelien, von der im vorigen Abschnitt die Rede war und welche auch darauf hinweist, dass mit der Zunahme des ersten Lebensalters auch eine ständige Erhöhung der Lebensenergie (erhöhter osmotischer Druck) verbunden ist.

Mit dem gesteigerten Wachsthum allein würde aber ein genügender Verbrauch der stetig neu gebildeten Nährstoffe sich nicht erklären lassen, und so sehen wir neben der Steigerung des Wachsthums mit dem zeitlichen Fortschritt die ständige Vermehrung der seitlichen Auszweigungen, wie es die Fig. 1 so schön zeigt. Die Anzahl der nach bestimmter Wachsthumszeit gebildeten Verzweigungen wird dementsprechend von der Qualität des Substrates bedingt und ist auf den verschiedenen Substraten verschieden. Je grösser die Nährstoffmengen sind, die von derselben aufnehmenden Oberfläche der Mycelien in der Zeiteinheit aufgenommen werden können, um so zahlreicher werden die Seitenzweige angelegt. Auf einem verdünnteren Substrate ist die Wachsthumsbeschleunigung in demselben Grade zu verzeichnen, nicht aber die Anzahl der Verzweigungen. So findet selbstregulatorisch auf einem besserem Substrate auch eine vermehrte Ausbreitung statt, die ihrerseits wieder in gleicher Zeit eine der Qualität des Substrates entsprechende Ausnützung zur Folge hat.

[1]) Da sich die Mycelien nur nach einer Richtung parallel der Oberfläche fortsetzen, so dürften auf einem Substrate von mässiger Dicke die Nährstoffe erst in ängerer Zeit vollständig extrahirbar sein; für dickere Schichten ist das im II. Theile nachgewiesen worden.

Die in einem Mycelium enthaltenen Nährstoffe bilden eine zusammenhängende Plasmamasse. Wenn nun die wachsenden Spitzen eines vielverzweigten Mycelstranges ihre Nährstoffe mehr oder weniger von rückwärts beziehen, so wird ein Nachströmen derselben erforderlich. Dieses Nachströmen aus einem Endfaden in seine Spitze findet nicht so rasch statt, als dass man es sehen könnte. Da aber viele Enden aus gemeinschaftlichen Fäden entspringen, so wird sich die Summe der unmerklichen Strömungen zu einem wahrnehmbaren Strome vereinigen, falls diese wachsenden Enden nicht ausgedehnt genug sind, um den Bedarf selbst zu decken. Bei einem üppig wachsenden Mycel von *Sporodinia* ist der Verbrauch so gross, dass er von den letzten jungen Ausgliederungen nicht gedeckt werden kann, und so kommt in den Hauptfäden ein sichtbarer Plasmastrom zu Stande, der sich vom Centrum nach der Peripherie bewegt, und den ich in jedem normal wachsenden Mycelium beobachtet habe[1]). In diesem Stadium haben die Hauptfäden durch ihre Ausgliederungen Nahrungsquellen genug, um den durch die Strömung bedingten Nachschub zu bestreiten. Wenn nun die Mycelien sich immer weiter ausbreiten und all' die jungen Verzweigungen gleichfalls Nährstoffe aufnehmen, so wird der Zeitpunkt kommen müssen, wo der Ueberschuss derselben nicht mehr von den wachsenden Spitzen verbraucht werden kann. Es wird, da das Wasser und die darin gelösten Nährstoffe mit einer grossen Druckkraft in alle Fäden des Systems weiter hereingepresst werden, und ein entsprechender Abfluss nicht mehr stattfindet, ein Ueberdruck entstehen müssen, der nun nach meiner Auffassung die Veranlassung zur Entstehung der Fructificationsorgane ist. Steigert sich der Innendruck schon mit der Lebensdauer und scheint für die Vermehrung der Verzweigungen bei erhöhter Nahrungszufuhr ein gewisser Ueberdruck erforderlich zn sein, der den Ausgleich zwischen Zufuhr und Abfluss der Nahrungsstoffe regelt, so muss derselbe offenbar ein gewisses Maximum erreichen, um den Beginn der Fructification auszulösen. Die Anlage der fructificativen Hyphen wird demgemäss an den Stellen des Röhrensystems erfolgen, wo dieser Ueberdruck am meisten zur Geltung kommt. Unter den gewöhnlichen Verhältnissen wird er im Centrum des Systems zuerst auftreten, sobald letzteres so gross geworden ist, dass der Verbrauch der wachsenden Spitzen von den peripherischen Theilen gedeckt werden kann und die im Centrum befindlichen Nährstoffe einen Abfluss nicht mehr finden können. So sehen wir denn auch auf den Mycelien aller Schimmelpilze die Fructification im Centrum ihren Anfang nehmen (Fig. 6). Kein anderer Organismus dürfte aber so sehr dazu geeignet sein, die für das Auftreten der Fructification massgebenden Factoren zu illustriren, wie *Sporodinia grandis,* denn es gelingt bei diesem Pilze diese Factoren und damit im Zusammenhange die

---

[1]) Selbstverständlich kann durch Veränderungen des osmotischen Aussendruckes der Plasmastrom beeinflusst werden, bis ein Ausgleich der Druckdifferenzen stattgefunden hat.

Zeit und den Ort des Auftretens der Fructification zu verändern und so einige experimentelle Beweise als Stütze für diese Auffassungen zu erbringen [1]).

1. Die Veränderung des zeitlichen Auftretens der Fructification lässt sich durch die Verkleinerung des Substratvolumens herbeiführen. Das Verhältniss, welches zwischen der Wachsthumsgrösse der Mycelien und der in der Zeiteinheit aufnehmbaren Nährstoffmenge besteht, ist bei *Sporodinia* ein derartiges, dass auf einem geeigneten Substrat ein genügender Nährstoffüberschuss im Centrum des Systems erst entsteht, wenn das Mycelium einen Durchmesser von 8—12 cm erreicht hat und 3—4 Tage alt geworden ist. Wenn es nun richtig ist, dass die Fructification entsteht, sobald die weiter aufgenommenen Nährstoffe eine Verwendung für das Wachsthum nicht mehr finden können, so muss auf einem Substrate von entsprechend kleinerer Oberfläche die Fructification bereits viel früher eintreten, sobald nämlich die wachsenden Hyphen das Ende desselben erreicht haben. Den Ausgang eines solchen Versuches zeigt Fig. 11 (Tafel II).

In zwei Petri'sche Schalen wurde derselbe feste Agar-Agar-Nährboden hineingegossen; die eine Schale wurde damit angefüllt, in die andere kam nur eine Schicht von nicht ganz 4 cm im Durchmesser. Beide wurden nun zu gleicher Zeit mit einer gleichen Zahl von Sporen in der Mitte der Nährschicht an einem Punkte geimpft. Der Erfolg ist ein evidenter. Zur selben Zeit als auf der gefüllten Platte noch keine Trägeranlage sichtbar war, hatte die Entwickelung in der anderen Schale bereits den Endpunkt erreicht und die Sporangien waren ausgereift, wie es die Fig. 11 zeigt.

2. Dieser selbe Versuch beweist aber auch gleichzeitig, wie der Ort ihres Auftretens verändert werden kann [2]), wenn es gelingt, den vermehrten Druck in der Peripherie zur Wirkung zu bringen, bevor er im Centrum sich ausgebildet hat. Wie in einer Glasröhre, welche an eine Wasserleitung angeschlossen ist, der Druck des durchströmenden Wassers nicht an den Seitenwandungen, sondern an der Ausflussöffnung in der Richtung des

---

[1]) Richtiger ausgedrückt: Der Pilz hat sich vermöge innerer Qualitäten so eingestellt, dass er auf seinen selbstregulatorischen Organismus einen gewissen Ueberdruck (es handelt sich nicht um die absolute Höhe des Innendruckes, sondern um die Differenz zwischen Innen- und Aussendruck), der dadurch im Innern der Mycelröhren entsteht, dass die mit bedeutender osmotischer Druckkraft in dieselben hineingepresste Nährlösung einen entsprechenden Verbrauch (Abfluss) wie bisher nicht mehr finden kann, als auslösenden Reiz für den Beginn der Fructification einwirken lässt.

Ein directer experimenteller Beweis für das Vorhandensein eines Ueberdruckes konnte nicht erbracht werden. Es weisen darauf hin die grössere Wachsthumsschnelligkeit der fructificativen Hyphen, das Aufhören der Fructification bei gesteigerter Concentration, wenn noch vegetatives Wachsthum erfolgt (bei *Sporodinia* durch 35—40% Glycerinzusatz) und besonders das Verhalten von *Saprolegnia*.

[2]) Die jüngsten Fadenspitzen können direct zu Sporangien auswachsen; hieraus geht hervor, dass für das Auswachsen zu den Fructificationsorganen nicht etwa Stoffbildungen oder sonstige Vorgänge massgebend sind, die durch ein gewisses Alter der Mycelien erst erreicht werden können.

Wasserstromes zur Wirkung gelangt, so wird ein vermehrter Druck im Innern der Pilzröhren in der Richtung des Plasmastromes an der Spitze der Fäden zum Ausdruck kommen, wenn zur Zeit seines Auftretens ein genügender Nährstoffstrom vom Centrum nach der Peripherie verläuft und wenn die Spitzen der Fäden zu dieser Zeit das vegetative Wachsthum nicht weiter vollziehen können. So sehen wir in diesem Falle, da ein Ueberdruck im Centrum des Systemes noch nicht entstanden war, alle Enden der wachsenden Fäden direct zu den Sporangienträgern auswachsen, während die Fructification auf der Oberfläche, wie das sonst bei allen Schimmelpilzen ausnahmslos eintritt, fast ganz unterbleibt. Ich will bemerken, dass es für das Gelingen dieses Experimentes nothwendig ist, dass der Agar-Agar-Nährboden genügend verdünnt ist und doch ein üppiges Mycelwachsthum gestattet. Die ausgegossene Schicht darf einen viel grösseren oder kleineren Umfang als 4 cm nicht besitzen, nicht zu dick oder zu dünn sein, und sich nach den Rändern hin nur wenig verflachen.

3. Gewinnen wir durch diesen Versuch auch das Verständniss für die Richtung, welche die jungen Träger unabhängig von äusseren Einflüssen zunächst einschlagen und welche wir als Substratrichtung bezeichnen. In der Agar-Agar-Platte (Fig. 11) sehen wir die Sporangienträger bei ziemlich gleichmässiger Einwirkung des Lichtes radial in der Richtung des centrifugalen Plasmastromes auswachsen wie die Sporangien einer *Saprolegnia*-Cultur. Wenn in dem Centrum des Fadensystems ein Abfluss des Nahrungsüberschusses nach der Peripherie nicht mehr stattfinden kann, so hört auch der Plasmastrom auf und die damit verbundene Wirkungsrichtung des Innendruckes. Wir sehen aber, dass die gesammten Hauptfäden auf allen festen Substraten sich parallel der Oberfläche ausbreiten und dass sie sich dadurch, meist aber noch durch ungleichwerthige Mycelauswüchse, welche in das Innere des Substrates hineinwachsen, in eine Ober- und Unterseite differenziren. Die Unterseite steht mit dem Nährsubstrat in besserer Berührung als die Oberseite, und es wird der Nahrungsstrom hauptsächlich von unten her in die Fäden eintreten. Wird nun der Ueberdruck zur Veranlassung des Auswachsens der Fruchtträger, so werden diese sich in die Richtung, aus der sie den Nahrungsstrom erhalten, aus dem Substrate heraus wenden, und so kommt, wie ich meine, die Substratrichtung dieser Pilze zu Stande. Dass die Anzahl der zur Fructification auswachsenden Fäden, ebenso wie die Summe der Verzweigungen sich nach der Menge der vorhandenen Nahrungsstoffe und dem Umfang des Systemes regelt, ist selbstverständlich.

Diese Verhältnisse bei *Sporodinia* erscheinen erst in dem richtigen Lichte, wenn wir damit das Verhalten der übrigen *Phycomyceten* vergleichen. Nur bei den sehr schnell wachsenden Formen, bei *Mucor stolonifer* und *Sporodinia* geht eine so grosse Ausbreitung der Mycelien dem Beginne der Fructification vorauf. Bei den übrigen langsamer wachsenden *Mucorineen*, deren Nährstoffe nicht in dem Grade für das Mycelwachsthum verwendet werden können, scheint der Nährstoffüberschuss schon einzutreten, wenn die Mycelien noch ganz klein sind, und dementsprechend beginnt die Fructification vom Centrum aus sehr früh. Wenige Centimeter

hinter den wachsenden Spitzen der Mycelien befindet sich bereits eine Zone des nöthigen Ueberdruckes, und nach der Anlage der fructificirenden Hyphen erscheint sie binnen kurzem aufs Neue. So würden die concentrischen Fructificationskreise entstehen, wie wir sie bei allen Schimmelpilzen beobachten konnten.

Das Verhältniss zwischen der Nahrungsaufnahme und dem Verbrauch für das vegetative Wachsthum ist also bei den Schimmelpilzen offenbar ein Regulator für den Eintritt der Fructification. Es giebt nun auch Formen unter den *Phycomyceten*, die ein so schnelles Wachsthum und wegen ihres Aufenthaltes im Wasser eine so grosse vegetative Ausbreitungsmöglichkeit nach allen Richtungen des Raumes (bei *Sporodinia*, *Mucor stolonifer* liegt die Ausbreitungsmöglichkeit zumeist nur in einer Ebene) besitzen, dass voraussichtlich ein genügender Ueberdruck auf diese Weise nicht entstehen kann. Bei den schnellwachsenden *Saprolegnia*formen sehen wir daher, dass der nöthige Ueberdruck durch die gleichzeitige Herabsetzung des Aussendruckes selbst zu Stande kommt, indem die Hyphen in nährstoffarmes Wasser weiterwachsen[1]). Auch kann der Organismus nach dieser Auffassung weitere Anpassung unter anderem dadurch erreichen, dass er die Höhe des Ueberdruckes verändert, welche erforderlich ist, das Auswachsen der fructificirenden Hyphen auszulösen etc. Bei *Saprolegnia* kann bei plötzlichem Concentrationswechsel der Ueberdruck so gross sein, dass derselbe jede Pilzhyphe einer landbewohnenden Form sofort zerreissen würde. Versuchte ich daher dieses Mittel der Druckerhöhung bei *Sporodinia* für die Auslösung der Fructification in Anwendung zu bringen, so hatte ich nur den Erfolg, dass die wachsenden Spitzen sofort platzten und dass die Plasmaströme in unregelmässige Zuckungen geriethen, bis sich das Wasser im Substrate vertheilt hatte; vielleicht gelingt es aber bei besserer Versuchsanstellung, auch auf diesem Wege ein verändertes Auftreten der Fructification herbeizuführen.

Was bei den schnell wachsenden Formen der *Phycomyceten* in den Beziehungen von Wachsthum und Fortpflanzung deutlicher zu Tage tritt, das dürfte auch für die höheren Organismen diesem Verhältniss zu Grunde liegen.

Mit dem Auftreten der Fructification beginnt aber erst der eigentliche Plasmastrom. Die jungen fertilen Hyphen erweitern sich zu bedeutendem Durchmesser, sie erhöhen ihre Wachsthumsgeschwindigkeit und scheiden noch dazu viel Wasser aus. Da ist ein grosser Nachschub von Nahrungsstoffen

---

[1]) Die Versuche von Klebs in seiner Arbeit über *Saprolegnia mixta* in Pringsheims Jahrbüchern 1899 zeigen, dass trotz geringer Concentration der Nährlösung bei guter Ernährung vegetatives Wachsthum vorherrscht, und dass ebenso trotz geringster Ernährung bei höherer Concentration der Lösung nur vegetatives Wachsthum möglich ist. Wie im II. Theil dieser Arbeit nachgewiesen wird, kann in den Versuchen der acht Tabellen, soweit sie mit reinen Lösungen eines einzigen Salzes ausgeführt wurden, die Nährstoffwirkung dieser Salze kaum in Betracht gezogen werden, da jeder brauchbare Nährstoff nur in einem bestimmten Verhältniss mit den übrigen nothwendigen Nahrungsstoffen aufnehmbar ist. Die Wirkungen dieser Salze scheinen sich somit, wie bei *Sporodinia*, zusammenzusetzen aus ihrer Gift- und Concentrations-Wirkung. Uebereinstimmend geht hervor, dass trotz der behinderten Ernährung bei jedem Körper von bestimmter Concentration an die Sporangienbildung unterdrückt ist. So kommt es, dass Klebs auf Seite 541 die Annahme macht, dass das Eindringen der Nährstoffe in das Pilzplasma von der Concentration abhänge. Das Pepton, Hämoglobin und die Gelatine sind oft so unrein, dass sie allein die Ernährung gestatten können, und der osmotische Werth einer 0,2% NaCl-lösung ist nicht bedeutend.

Aus allem geht hervor, dass die möglichst plötzliche Herabsetzung des Aussendruckes, indem sie den Innendruck erhöht, und der Ernährungsgrösse, welche das vegetative Wachsthum behindert, die Fructification auslöst.

erforderlich, und wir sehen meist einen eiligen Plasmastrom in die jungen Träger einmünden. Man muss sich möglichst dünne Nährplatten giessen, damit sich keine Haut bildet und man die Strömung leicht beobachten kann. Verfolgt man einen beliebigen Plasmastrom, so wird man ihn stets in einen fructificirenden Träger einmünden sehen, oft auf grossen Umwegen und kleinere Ströme mit sich reissend. In einem Mycelium giebt es so viele solcher Plasmaströme, als Fruchtorgane vorhanden sind, und sie alle bewegen sich unregelmässig durcheinander, schnell und langsam. Je bedeutender der Bedarf eines Fruchtträgers ist, um so grösser ist der Zug, den er ausübt und der Plasmastrom, der in ihn einmündet[1]). Dort, wo sich an der Entstehungsstelle der Fruchtträger die engste Stelle des Röhrensystems befindet, tritt der Plasmastrom am intensivsten in die Erscheinung, und man kann die Entstehungsstellen der Fructificationsorgane am besten finden, wenn man die Plasmaströme verfolgt. In junge Zygotenträger, welche in der Bildung begriffen waren, sah ich unter Mitwirkung der Transpiration an trockener Luft so schnelle Ströme einmünden, dass es unmöglich war, sie mit den Augen genauer zu verfolgen und ihre Schnelligkeit zu messen.

Die Agar-Agar-Nährplatten, welche das alles zeigen, müssen sehr dünn sein, ihre Nährstoffe sind desshalb bald erschöpft, die Fruchtformen ausgereift, und die Function der Leitung in den Mycelien erloschen. Auf nährstoffreichen und umfangreichen Substraten, auf welchen Zygotenbildung eintritt, muss diese Leitung tagelang stattfinden, bis das Substrat erschöpft ist, und seine gesammten Nährstoffe durch die Leitungsröhren der Mycelien in die Fruchtformen geführt und dort aufgespeichert sind. Das kann man aber nicht beobachten. Wir müssen jedoch annehmen, dass die secundären Ausgliederungen der Hauptstränge, welche in das Substrat hineinwachsen, die Nahrungsaufnahme übernommen haben, und dass die Hauptstränge nur noch der Leitung dienen; denn ein Mycelfaden, in dem so rasche Ströme laufen, dürfte die Functionen der Ernährung nicht mehr ausüben können.

So sehen wir die freien Fäden unseres Pilzes, welche das Substrat in morphologischer Einheit umspinnen, alle Functionen n a c h e i n a n d e r[2]) verrichten, welche die höchst differenzirten Zellen der grünen Reihe getrennt nebeneinander vollziehen.

Als wachsende Spitzen dem Wachsthum, dienen sie ausgewachsen erst der Ernährung und Stoffbereitung und später der Nährstoffleitung. Auch damit ist ihre Function noch nicht beendet. Wenn wir uns die Mycelien ansehen, sobald sie die Platten erschöpft haben, dann sind sie fast ganz inhaltsleer. Mit Hülfe von grossen Vacuolen haben sie ihre letzten Inhaltsstoffe in die Fruchtformen heraufgeschafft. Nur ein geringer Plasmarest ist ihnen übrig geblieben — sie haben daraus Querwände aufgebaut und ihre Schläuche in Zellen gegliedert.

---

[1]) Daher das schnellere Reifen der Sporen in trocknerer Luft.

[2]) Gleichwohl vollziehen sie sich im Gesammtorganismus nebeneinander, und so kommt die Arbeitstheilung zu Stande.

So endet das Leben dieser Organismen mit jenem zelligen Aufbau, mit dem alle anderen beginnen.

6. Die Substrathaut.

Bevor ich die Mycelien verlasse, habe ich einer weiteren Differenzirung derselben Erwähnung zu thun, welche darin besteht, dass auf allen günstigen Substraten aus den Mycelfäden nach allen Richtungen hin kurze Auszweigungen in reichster Anzahl gebildet werden, die durcheinander wachsen und sich mit den die Oberfläche umziehenden Fäden zu einer dichten Haut verbinden. Sie entstehen in der Regel erst in dem Zeitpunkte, wenn ohne ihre Bildung die Fructification beginnen würde und haben daher eine nicht unbedeutende zeitliche Verzögerung dieser zur Folge. Sobald die Haut fertig gebildet ist, beginnt die Ausbildung der fertilen Hyphen, deren Basis nun eine feste Verankerung erfahren hat. Wenn auf Flüssigkeiten fertile Hyphen gebildet werden sollen, so muss die Bildung dieser Haut stets vorangehen, damit dieselben auf ihr einen festen Anlagepunkt finden können; das ist die erste Bedeutung dieser Substrathaut, die auch bei anderen *Mucorineen* sehr verbreitet ist. Vor der Ausbildung der Fructification enthält dieselbe die gesammten Nährstoffe aufgespeichert, und selbst wenn die Entwickelung bereits beendet erscheint, macht die Substrathaut, wie aus der VII. Reihe im II. Theile der Arbeit ersichtlich ist, oft noch 30% der Gesammternte des Pilzes aus. Um ihre Functionen zu erkennen, hob ich sie ab, bevor noch die Bildung der Fructification erfolgt war und legte sie auf eine feuchte Unterlage, worauf die üppigste Sporangienbildung auf ihrer ganzen Oberfläche erfolgte; dasselbe geschah, wenn ich eine Haut feuchtlegte, auf welcher bereits die Ausbildung der Zygoten beendet erschien. Wurden nun solche Substrathäute erst vollständig ausgetrocknet und nach wochenlanger Trockenzeit in einen feuchtigkeitsgesättigten Raum gelegt, doch so, dass eine Berührung mit flüssigem Wasser nicht eintrat, dann zeigte sich, dass sie sich ebenfalls auf der ganzen Oberfläche mit Sporangienträgern bedeckten, und schon am dritten Tage reife Sporangien ausgebildet hatten. Die Wägung ergab, dass das Gewicht der Häute sich etwa verdoppelt hatte, und dass dieselben eine so grosse Menge Wasser aus der Luft angezogen und aufgenommen hatten. Hieraus muss ich den Schluss ziehen, dass diese Mycelverflechtungen ein Aequivalent für die Sclerotienbildung der höheren Pilze darstellen, indem sie die Nährstoffe aufspeichern, bevor sie zur Erzeugung der Fructification verwendet werden, Trockenperioden überdauern und wieder mit der Fructification beginnen, sobald die Feuchtigkeitsverhältnisse es gestatten. Eine weitere nicht unwesentliche Bedeutung dieser Haut dürfte auch darin zu erblicken sein, dass sie das Substrat vor der Auslaugung durch das Regenwasser schützt. Hiervon kann man sich gleichfalls durch das Experiment leicht überzeugen.

7. Die Sporangien.

Bei der Betrachtung der weiteren Differenzirung der jungen Sporangienanlagen interessirt hier zunächst die Frage, welche Momente ferner für die

Richtung, in welche der junge Träger auswächst, von Bedeutung werden. In Folge der bereits characterisirten Substratrichtung kann der Pilz auch in absoluter Finsterniss aus dem Substrate herauswachsen. Für seine weitere Orientirung ist aber allein die Lichtwirkung massgebend. Da nur in seltenen Fällen alle Fäden, welche zu Trägern auswachsen, diese Richtung besitzen, so sieht man die Mehrzahl derselben sogleich nach ihrer Bildung sich in ziemlich scharfem Winkel in die Richtung des Lichtes einstellen und hierdurch bereits ihre veränderte Natur dokumentiren. Sind die Träger einmal aus dem Substrate herausgelangt, so stehen sie daher nur noch unter dem Einfluss der richtunggebenden Kraft des Lichtes. Es soll nun nach Klebs noch eine dritte Kraft geben, welche die Richtung der Sporangienträger beeinflusst[1]). Sie sollen nämlich nach der trockenen Luft hinwachsen, also negativen Hydrotropismus zeigen. Wenn die Träger von der trockenen Luft durch breitere Schichten einer feuchtgesättigten Atmosphäre getrennt sind, so ist eine Einwirkung der Trockenheit wohl unmöglich. Sie ist nur erklärlich, wenn man sich ihre Einwirkung durch die Vermittelung einer ganzen Reihe von Luftschichten mit allmählich geringer werdendem Feuchtigkeitsgehalt so vorstellt, dass eine Abstossung der Trägerspitze von der feuchteren nach der trockneren Luftschicht solange stattfindet, bis dieselbe in die für die Ausbildung der Sporangien günstige Luftschicht angekommen ist. Um dieses experimentell zu erforschen, wurde ein rundes, genügend feuchtes und mit *Sporodinia* besätes Stück Brot an einem Bindfaden befestigt und in einer sehr geräumigen runden Glasschale von 25 cm Durchmesser und 45 cm Höhe in der Mitte des Innenraumes freischwebend aufgehängt. Auf der einen Seite der Glasschale wurden eine feuchte, auf der anderen trockene Luftschichte dadurch erzeugt, dass dicke Bündel aus zusammengelegtem Fliesspapier einestheils mit Wasser ganz getränkt und anderntheils mit Chlorcalium gefüllt seitlich in derselben Schale in geeigneter Weise aufgestellt wurden. Ein solcher Versuch wurde unter gänzlicher Ausschaltung des Lichtes ausgeführt, und eine andere Schale wurde im geschlossenen Culturschrank so aufgestellt, dass sehr zerstreutes Tageslicht senkrecht zur Anordnung der Luftschichten zur Einwirkung gelangte. In einem dritten Versuche wurde eine grössere Culturschale auf dem Boden mit feuchten Brotscheiben belegt und unmittelbar an das Brot angrenzend auf der einen Seite eine feuchte, auf der anderen eine trockene Luftschicht in der angegebenen Weise erzeugt. Die Beobachtung dieser Culturen lehrte, dass in keinem Falle ein Hinwachsen der Sporangienträger nach den trockenen Luftschichten zu beobachten war. Im Gegentheil waren in allen Fällen die Sporangien an der Seite, wo die trockene Luft einwirkte, kurz gestielt und reichlich gebildet, während auf der feuchten Seite die Träger lang auswuchsen

[1]) Die Versuche von Klebs erklären sich wohl dadurch, dass in den einseitig bedeckten Culturen eine Zone bevorzugter Sporangienausbildung parallel der Kante der bedeckenden Platte aus den auf Seite 239 angegebenen Gründen eintritt. Dies erweckt den Anschein, als ob die Träger nach der trockenen Luft hingewachsen wären.

und von den daran befindlichen Sporangien senkrecht herabgezogen wurden, ganz im Einklang mit den früheren Versuchsergebnissen. In der schwach beleuchteten Cultur war von beiden Seiten ein Hinwachsen der Träger nach dem Lichte ersichtlich, ebenso in der dritten Cultur, welche dem Lichte des Zimmers ausgesetzt war. Es giebt also nur eine von aussen wirksame Kraft, welche den Sporangienträgern von *Sporodinia* ihre Richtung giebt, und das ist das Licht. In Fig. 8 wurde die verschiedene Wachsthumsrichtung durch veränderte Stellung zum Lichte hervorgerufen. Um nun der Richtung des Lichtes folgen zu können, besitzen sie keine genügend feste Structur. Sie sind vielmehr sehr geschmeidig und biegungsfähig und bedürfen einer Stütze, an der sie entlang wachsen können. Eine gewisse kleine Strecke vermag ein wachsender Sporangienträger ohne Stütze in dieser Richtung zu wachsen, dann aber überwiegt die Schwere, und ein Sporangium vermag er nur zu tragen, wenn er sehr klein bleibt. Gewöhnlich treten die Träger in Büscheln zusammen auf und dann stützen sie sich gegenseitig, ohne sich indessen ganz dicht an einander zu legen (Fig. 8). Die einzelnen Fäden haben die Fähigkeit, sich festen Körpern anzulegen und, der Richtung des Lichtes folgend, an ihnen entlang zu wachsen. Gewöhnlich sind sie lose angeschmiegt, sie können aber auch feine Mycelausgliederungen aus dem Träger aussenden, die sie am Substrate festhalten. So sah ich bei Objectglasculturen einzelne Träger oben an der Glasglocke so befestigt, dass ein ganzes Sporangium herabhing und von der Befestigung getragen wurde. So vermögen die jungen Träger dem Lichte entgegen zu wachsen, bis sie auf diesem Wege in genügend trockene Luftschichten gelangen, um die Sporangien ausbilden zu können. (Fig. 8). An der Stelle, wo ein Mycelfaden in einen Sporangienträger übergeht, besitzt er im Allgemeinen 6 μ im Durchmesser. Von da erweitert sich der Träger allmählich zu einer Breite von 60—70 μ, während die Hauptfäden der Mycelien 40—60 μ im Durchmesser besitzen, oft aber auch noch breiter werden. Die Sporangienträger können über 10 cm lang werden und besitzen eine glänzend weissgelbe Farbe und eine verdickte Membran.

Die Schnelligkeit des Wachsthums kann diejenige der Mycelien um das Doppelte übertreffen. In acht Stunden wuchs ein junger Sporangienträger bis über 2 cm lang. Das durchschnittliche Wachsthum in einer Stunde würde 2 mm sein, während die grösste Geschwindigkeit des Wachsthums, welches ich bei Mycelien beobachtete, 1,1 mm in der Stunde betrug[1]).

In Folge der Vermehrung des Wachsthums und der Grösse des Sporangienträgers findet ein so bedeutender Nährstoffverbrauch statt, dass man das Einmünden des Stromes in den Träger oft lange Zeit beobachten kann, oft

[1]) Es sei hier die Beobachtung erwähnt, dass ein junger Träger, in Wasser übertragen, meist unterhalb der wachsenden Spitze, ein wachsender Mycelienfaden aber an der Spitze selbst aufplatzt. Es weist dies darauf hin, dass die wachsthumsfähigste Zone des Mycelfadens eine anders gelegene als die eines Sporangienträgers sein dürfte, wodurch sich ein weiterer Unterschied zwischen vegetativen und fructificativen Fäden, mit dem veränderten Wachsthum zusammenhängend, ergeben würde.

ist derselbe auch unterbrochen, um erst nach einiger Zeit wieder zu beginnen, und ich habe ebenfalls gesehen, wie der Inhalt aus einem Träger längere Zeit wieder zurückfloss, um auf dem Umwege durch verschiedene Pilzröhren einem anderen in der Entwickelung begriffenen Sporangium zugeführt zu werden. Lagert man die wachsende Spitze eines Trägers vorsichtig so, dass die trockene Luft auf ihn einwirkt, so kann man verfolgen, wie von diesem Augenblicke an der Strom intensiver wird; durch die erhöhte Transpiration wird ein grösserer Verbrauch des Nährstoffstromes erforderlich, und es muss ein rascheres Nachströmen desselben erfolgen. Hiermit in Verbindung tritt die Bildung des Sporangiums ein, und es ist verständlich, wie durch die vermehrte Transpiration ein genügender Saftstrom einerseits und eine hinreichende Verdichtung desselben andererseits herbeigeführt wird. Es ist daher so zweckmässig wie nur möglich, wenn der junge Sporangienträger die Entstehung seines Sporangiums von jenem Umstande selbst auslösen lässt, dessen Wirksamkeit für die Ausbildung desselben so nothwendig erscheint.

Je trockener die Luft ist und je stärker dementsprechend die Transpiration, um so schneller findet auch die Ausreifung der Sporangien statt. Wenn man eine Cultur, in der die Sporangien grade in der Bildung begriffen sind, zum Theil der trockenen Luft aussetzt und zum Theil bedeckt lässt, so sieht man die unbedeckten Sporangien viel schneller reifen als die bedeckten; dasselbe lässt sich auch bei den Zygoten beobachten.

Es giebt indess zwei Fälle, in denen ihre Bildung, wie wir bereits gesehen haben, auch in feuchtgesättigter Luft möglich ist. Wenn der Nährstrom den Weg durch einen sehr langen Sporangienträger zurücklegt, dann kann er auf diesem Wege das Wasser in Tropfenform auf der ganzen Oberfläche desselben ausscheiden und dadurch die zur Reifung nöthige Concentration erfahren. Die Bildung des Sporangiums nimmt dann sehr lange Zeit in Anspruch. Der zweite Fall tritt ein, wenn man eine so concentrirte Salzlösung anwendet, dass die Ausbildung der Zygoten nicht mehr stattfinden kann. Auf einer nährstoffreichen Brotcultur, welche mit 10% Kochsalzlösung getränkt ist, entstehen nur Sporangien. Die Träger bleiben meist viel kürzer, und die Sporangien bilden sich auch in feuchtgesättigter Luft aus.

Die Bildung der Sporangien beginnt mit einer characteristischen dichotomen Verzweigung des Hauptträgers, indem die ganze wachsende Spitze sich in zwei gleiche Theile theilt (Fig. 10). Nach ganz kurzem Wachsthum gabeln sich diese Zweige wieder, aber in entgegengesetzten Ebenen. Diese Gabelung der kurz ausgewachsenen Seitenäste wird meist fünf bis sechs Mal wiederholt, dann wachsen die letzten 32 oder 64 Aeste, indem sie an der Spitze kugelig anschwellen und die kugelige Spitze durch eine Querwand abgliedern, zu ebensovielen Sporangien aus. Die Fig. 10 zeigt die Dichotomie der letzten Aeste und die Fig. 9 das fertige Sporangium [1]). Die Ausreifung der Sporen in den Sporangien geschieht unter bedeutender Verdichtung des Inhalts der kugeligen Sporangien, bis schliesslich zwischen der Columella und der Sporangienhaut eine einschichtige Lage von grossen kugelig-eckigen Sporen entsteht.

[1]) In kümmerlichen Culturen kann man Träger mit einem endständigen Köpfchen (wie bei *Mucor*) und 1—5fache Gabelung antreffen.

Der letzte Act der Reifung, der äusserlich durch das Grauwerden der Sporangien kenntlich ist, besteht nun in dem Abfallen der Sporangienhaut, wodurch die Sporen an der Oberfläche der Columella frei werden und ihrer Verbreitungsfunction genügen können, wie das im letzten Abschnitte dieser Arbeit beschrieben wird (Fig. 9).

8. Die Zygoten.

Die Mycelien, aus denen ich Zygoten sich bilden sah, sind immer gut ernährt und reichlich verzweigt gewesen, wie es die Fig. 2 zeigt. Aus kümmerlichen Mycelien (wie Fig. 6), die eine Differenzirung in Haupt- und Nebenfäden nicht erkennen lassen, sah ich niemals Zygoten entstehen. Sie werden, wie die Sporangienträger, immer aus der Verlängerung von Seitenästen gebildet, die mit den Hauptfäden nicht parallel wachsen, sondern mehr oder weniger senkrecht von ihnen seitlich abweichen. Auch die Zygoten entstehen in einer sehr üppigen Cultur gewöhnlich erst, wenn das Substrat bewachsen und mit einer Mycelhaut bekleidet ist. Ihre Bildung beginnt ebenfalls im Centrum und schreitet sehr rasch nach der Peripherie hin fort. Wählte ich für die Cultur eine Agar-Agar-Schicht von 5—6 cm Durchmesser und die übrigen Bedingungen, so sah ich sie gleichfalls erst in der Peripherie gebildet, entsprechend der Wirkungsrichtung des vorhandenen Plasmastromes und von da aus nach dem Centrum sich fortsetzen. Die Stelle, an welcher sich der Mycelfaden in den Zygotenträger fortsetzt, stellt ebenfalls die engste Stelle des Röhrensystems dar. Sie ist 6—10 μ breit. Indem er zum Zygotenträger weiterwächst, nimmt der junge Träger allmählich an Dicke zu bis zu einem Durchmesser von 60—80 μ, wo dann seine Verzweigung beginnt. Zum Unterschiede von den lang auswachsenden cylindrischen Sporangienträgern wird er selten mehr als 1 cm hoch und hat eine keulenförmige Gestalt. Seine Membran ist nicht so stark verdickt und besitzt nicht die glänzend gelbe Farbe der Sporangienträger. Er ist auch weniger lichtempfindlich und wächst nicht in scharfem Winkel, sondern, so oft ich es beobachtete, in weitem Bogen in die Lichtrichtung. Sobald in der Höhe von 1 cm die ersten Verzweigungen beginnen, hat das Licht auf seine Richtung fast keinen Einfluss mehr. Auch hat die Feuchtigkeit auf sein Längenwachsthum keinen merklichen Einfluss; dagegen ist er gegen trockene Luft wieder unterschiedlich vom Sporangienträger sehr empfindlich, indem er, wenn dieselbe auf ihn einwirkt, unter Umständen sehr rasch vertrocknet, wie ich es schon früher beschrieben habe. So hat auch die trockene Luft keinen Einfluss auf die Anlage des Verzweigungssystems, an dem die Zygoten gebildet werden. Seine Verzweigungen sind ebenfalls typisch verschieden von denen des Sporangiums. Die ersten Seitenäste, meist drei an der Zahl, entstehen, wie es die Skizze auf der folgenden Seite zeigt, in der Regel nicht durch Dichotomie der ganzen Spitze, sondern es theilt sich dieselbe in einen grösseren und ein oder zwei kleinere Theile, die entweder gleichwerthig weiterwachsen, oder von denen ein oder zwei als Seitenfäden etwas



zurückbleiben. So entstehen meist drei Aeste, die sich in gleicher Mächtigkeit entwickeln und nach kürzerem Wachsthum sich dichotom theilen, doch so, dass das Centrum der sich theilenden Spitze meist mehr oder weniger bestehen bleibt, und die zwei oder drei Seitenäste entsprechend dünner sind als ihre Mutterzweige. Dies tritt erst auffällig bei der darauf folgenden Verzweigung der Fäden hervor, die nun schon sehr dünn werden. Bei den Sporangien bleiben die Verzweigungen ziemlich gleichmässig dick, ja es sind sogar die letzten dichotomen Zweige, welche die Sporangien tragen, oft am umfangreichsten (Fig. 9). Fig. 13 zeigt das Verzweigungssystem eines Zygotenträgers, an dem die Bildung der Zygoten unterblieben ist. Man sieht hier, wie die letzten Verzweigungen fadenförmig dünn werden. Alle ersten Verzweigungen bis zum dritten Grade haben nun die besondere Eigenthümlichkeit, dass sie sich im Bogen gegen und ineinander biegen. Erst die letzten dichotomen Verzweigungen spreizen wieder auseinander und wachsen sehr lang fadenförmig aus. Wenn man überhaupt einen Zygotenträger und seine Verzweigung mit einem Sporangienträger vergleichen kann, so sind es diese letzten fadenförmigen sterilen Auszweigungen, welche homolog den Sporangien am Ende der Gabelzweige gebildet werden. Die Vergleichung aber mit den copulirenden Seitenzweigen entbehrt jeder Grundlage. Ist nun schon der Träger und seine Verzweigung an sich sehr verschieden von den entsprechenden Bildungen der Sporangien, so gewinnt diese Verschiedenheit erst durch das ausschliessliche Auftreten der Zygoten an diesen Verzweigungen ihren höchsten Ausdruck.

Man findet es so angegeben, als ob bei *Sporodinia* von zwei gegenüber liegenden Stellen der Verzweigungen keulenförmige Seitenausgliederungen gegen einander wachsen, mit den Enden auf einander stossen und dort die conjungirenden Zellen durch je eine Querwand abgrenzen [1]). Indem mich die Frage beschäftigte, wie es wohl zu erklären sei, dass in der Luft zwei entfernt liegende Stellen ganz ungleichartiger Aeste des Verzweigungssystems der Zygotenträger an zwei sich genau gegenüber liegenden

[1]) Schon de Bary bildet bei *Rhizopus* die jüngsten Stadien der Zygotenbildung ab und giebt an, dass sie sich an den Berührungsstellen der Fäden bilden. (Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze.) Dagegen beschreibt er den Vorgang bei *Sporodinia* so, als ob die jungen Ausstülpungen gegeneinander wüchsen und erst nach ihrem Aufeinandertreffen verschmelzen.

Punkten Schläuche austreiben und wie diese Schläuche mit solcher Sicherheit aufeinanderstossen können, suchte ich zunächst dieses Aufeinandertreffen unter dem Mikroskop an dem lebenden Pilz zu verfolgen. Zu diesem Zwecke bediente ich mich sehr flacher Petri'scher Schalen, in die ich eine für die Zygotenbildung sehr günstige Agar-Agar-Nährlösung ausgoss. Man kann, da die Bildung dicht unter dem Glase stattfindet, mit starken Vergrösserungen diesen Vorgang in den bedeckten Culturen direct verfolgen. Soviel ich nun suchte, solche gegeneinander wachsende Zygotenäste habe ich nicht gefunden. Dagegen konnte ich überall verfolgen, wie sich die jungen Verzweigungen gegen und ineinander biegen und so an vielen Stellen in directe Berührung treten. Man kann die allerjüngsten Stadien in genügend seitlicher Ansicht schwer zu sehen bekommen, weil die Aeste sich gegenseitig verdecken, lässt man aber eine solche Stelle unter dem Mikroskop eingestellt stehen, so kann man verfolgen, wie sich kleine Vorwölbungen bilden, die allmählich grösser und grösser werden (Fig. 15), wie sie die Fäden, an denen sie entstanden sind, gleichzeitig auseinanderschieben (Fig. 15 u. 16) und wie dann schliesslich die keulenförmig sich berührenden Aeste zu Stande kommen, wie es die Figuren zeigen. Da das Ineinanderbiegen der jungen Verzweigungen des Zygotenträgers gegensätzlich zu den auseinanderspreizenden Aesten der Sporangien offenbar zum Zwecke der Berührung erfolgt, so bin ich der Meinung, dass die Bildung der Zygoten an ihren Trägern in der Regel durch einen Contactreiz ausgelöst wird. Man sieht an den Fäden kleine Vorwölbungen[1]) oft zahlreich entstehen (Fig. 15 und 16), ohne dass sie sich weiter entwickeln können. Es wird nämlich an jedem Hauptast nur je eine Zygotenanlage entwickelt, und es müssen alle oberhalb der ersten Anlage entstandenen Bildungen zu Grunde gehen. Ich habe beobachtet, wie durch das kräftige Weiterwachsen einer jungen Zygote die beiden Keulen einer höheren Anlage auseinandergerissen waren. In solchen Fällen hat es auf den ersten Blick den Anschein, als ob die Keulen thatsächlich an zwei genau gegenüberliegenden Stellen gebildet, genau gegeneinander wüchsen. Lässt man dieselben eingestellt zur Beobachtung stehen, so findet man, dass sie keine Weiterbildung erfahren, auch habe ich niemals gesehen, dass sich ein solcher Ast zu einer Azygospore entwickelt hätte. Es wird solchen Anlagen durch die darunter befindlichen Zygoten der Nährstoffstrom vollständig abgeschnitten. Da sich somit an einem Ast in der Regel nur eine Zygote entwickeln kann, so werden in einem Verzweigungssystem von drei Hauptästen mit ihren dichotomen Verzweigungen im höchsten Falle sechs Zygoten zur Ausbildung gelangen können, indem je zwei der zwölf Verzweigungsäste dritter Ordnung in beliebiger Weise mit einander eine Zygote bilden[2]).

---

[1]) Es scheint, dass diese kleinen Vorwölbungen auch ohne Berührungsreiz entstehen. Das Vorkommen der Azygosporen beweist, dass die Berührung nicht nothwendig ist.

[2]) Das Bild in Corda's Prachtflora ist, wenn nicht eine andere Form vorliegt, nach der Phantasie ergänzt. Schon de Bary macht darauf aufmerksam, dass er nie mehr, meist weniger als sechs Zygoten an einem Träger gezählt habe.

Bedingung der Ausbildung junger Anlagen ist es immer, dass bei den die Bildung tragenden Aesten, welche nicht der gleichen Ordnung anzugehören brauchen, ein genügender Nährstoffstrom zur Verfügung steht.

Nach der Ausbildung der Zygoten werden die Träger meist nur durch vereinzelte Querwände gekammert, und ihre Membranen erhalten ein schwärzliches Aussehen; die letzten dichotomen Verzweigungsfäden wachsen lang aus, verzweigen sich meist noch und verflechten sich zu einem dichten Filz, welcher die Zygoten einschliesst. Sobald diese unter den geeigneten Verhältnissen auskeimen, treiben sie ein oder mehrere Sporangien aus.

Wie Brefeld gezeigt hat, kann man aus einer keimenden Zygote direct ein Mycelium erzielen, aus dem wieder Zygoten gebildet werden, und es kann hier von einer Aufeinanderfolge der beiden Formen, wie sie den antagonistischen Generationswechsel characterisirt, keine Rede sein. Auch ein Sporangienträger, ebenso ein beliebiger Mycelschlauch, ja sogar ein kleiner Theil eines solchen, wenn man ihn in Nährlösung oder Wasser bringt, wächst zu einem Mycelium heran. Ist derselbe noch jung und nicht mit Querwänden versehen, so stirbt das Plasma von den Stellen der Verwundung eine Strecke weit ab und es wachsen dann gewöhnlich aus dem mittleren Theile an einer Stelle rhizoidenartige Mycelbüschel aus. Sind bereits Querwände angelegt, so wachsen in der Regel so viele Stellen aus, wie Zellen vorhanden sind. Wenn man grössere Partieen junger Zygotenträger in Wasser bringt, so findet man nach einiger Zeit ebenfalls Mycelbildung, und es entstehen aus den Nährstoffen der jungen Zygoten, in denen noch keine Querwand gebildet ist, normale Sporangien. So oft ich sie aber in Nährlösung brachte, wuchsen neue Zygoten heraus.

Schon aus dem Umstande, dass sich aus einer Zygote, nachdem sie ein jahrelanges Dasein gefristet hat, mehrere lange Sporangienträger mit normalen Sporangien entwickeln können, lässt sich schliessen, dass die Dimensionen und der Nährstoffreichthum der Zygoten im Verhältniss zu den Sporangien ein sehr grosser sein muss. Ein kugeliges Sporangium hat einen Durchmesser von ca 115 μ und dementsprechend einen Inhalt von 0,0008 cbmm. Da auf einem Sporangienträger in der Regel 64 Sporangien gebildet werden, besitzen sie insgesammt einen Inhalt von 0,051 cbmm. Eine normal ausgewachsene Zygote hat eine Länge von 650 μ und ist 218 μ breit. Wenn man einen mittleren Theil von 400 μ Länge als Cylinder und zwei seitliche Ansätze von 125 μ Länge als Kegel berechnet, so erhält man für eine Zygote einen Cubikinhalt von 0,01806 cbmm. Für einen Träger mit sechs Zygoten würde sich ein Cubikinhalt von 0,108361 cbmm ergeben. Der Rauminhalt einer Zygote ist demnach mehr als 20 Mal grösser wie der eines Sporangiums. Man kann nun beobachten, wie die Bildung der Zygoten in wenigen Stunden vor sich geht. (Hieraus kann man berechnen, mit welcher Geschwindigkeit ein Plasmastrom aus dem Mycelium ständig durch die enge Oeffnung der Zygotenbildungsstelle in dieselbe einströmen muss, um den Rauminhalt der sechs Zygoten eines Trägers anzufüllen.) Bei einem Durchmesser von 6 μ und einer Bildungszeit von fünf Stunden würde der Plasmastrom mit einer Geschwindigkeit von 220 μ in der Sekunde = 0,79 m in der Stunde durch die engste Stelle des Zygotenträgers hindurchströmen müssen, um die Zygoten anzufüllen. An trockener Luft wird durch die eintretende Verdunstung der Plasmastrom entsprechend verstärkt auftreten.

Die vorliegenden Untersuchungen haben ergeben, dass bei den Zygomyceten die fructificativen Fäden gegenüber den vegetativen von Anfang an besonders characterisirt sind und dass ihre Ausbildung wahrscheinlich erst durch innere in den Mycelien sich ausbildende Druckverhältnisse ermöglicht und ausgelöst wird. Es wurde weiter festgestellt, dass die Sporangien

und Zygoten bei *Sporodinia* schon in ihren Trägern von Anfang an morphologisch und physiologisch unterschieden sind und nicht beliebig ineinander übergehen.

Schliesslich konnte gezeigt werden, wie die Bildungen der Sporangien an ihren Trägern in der Regel durch die Einwirkung der Transpiration, diejenige der Zygoten durch Berührungsreiz ausgelöst werden.

Es ergeben sich somit für das Leben des Pilzes eine Reihe meist von aussen her wirksamer Agentien, durch welche sein lebender Mechanismus den Eintritt in die Hauptphasen seiner Entwicklung selbstregulatorisch auslösen lässt.

Alle diese Kräfte sind zugleich dieselben, deren Wirksamkeit für die normale Ausbildung des von ihnen ausgelösten Entwicklungszustandes besonders nothwendig erscheint.

So sehen wir, dass der Pilz auslösen lässt:

1. Die Keimung seiner Sporen durch Wasser oder Feuchtigkeit,
2. den Grad seiner Ausbreitung (Verzweigung) durch die Güte des Substrates,
3. den Anfang der Fructification durch den beginnenden Ueberfluss von Nahrungsstoffen wahrscheinlich mit Hülfe innerer Druckerhöhungen,
4. die veränderte Richtung der Fructificationsorgane durch die Wirkungsrichtung des Innendruckes und durch das Licht,
5. die Ausbildung der Sporangien an ihren Trägern durch die Transpiration, und
6. den Beginn der Zygotenbildung an den Trägern durch die Berührung seiner Verzweigungen.

Es bleibt jetzt nur noch übrig, die Hauptfrage meines Themas, durch welche Agentien die Bildung der Zygoten im Gegensatze zu den Sporangien herbeigeführt wird, experimentell zu entscheiden.

Dieser Aufgabe sei der II. (ernährungsphysiologische) Theil der Arbeit gewidmet.

II. Theil.

1. Ueber den Einfluss des Substrates. — 2. Die Cultur von Sporodinia auf natürlichen Substraten (II. Cultur-Reihe).
3. Die Cultur auf künstlichen Substraten.

- **a) Die Steigerung des Traubenzuckers** (III. Cultur-Reihe).
- **b) Die Concentrations-Steigerung des Peptons** (IV. Cultur-Reihe).
- **c) Die proportionale Steigerung aller Nährstoffe** (V. Cultur-Reihe).
- **d) Die Steigerung des Glycerins** (VI. Cultur-Reihe).
- **e) Die Nährstoff-Steigerung des Peptons** (VII. Cultur-Reihe).
- **f) Die Gelatine-Steigerung** (VIII. Cultur-Reihe).

4. Der Einfluss der verschiedenen Behandlung natürlicher Cultursubstrate (IX. Cultur-Reihe). — **5. Die Wirkung der anorganischen Salze** (X. u. XI. Cultur-Reihe). — **6. Die Wirkungsursache der Concentration und die physiologische Bedeutung der Zygotenfruchtform.**

1. Ueber den Einfluss des Substrates.

Um den Einfluss des Substrates auf die Fortpflanzung feststellen zu können, ist es zunächst erforderlich, die verschiedenen Möglichkeiten der Beeinflussung, welche im Substrate gelegen sind, näher kennen zu lernen.

Unter den Pilzen finden wir dieselbe am weitgehendsten bei den *Uredineen* und *Ustilagineen*. Hier ist die Beeinflussung auf das lebende Protoplasma der Wirthpflanze zurückzuführen, denn in todten Nährlösungen, welche aus denselben Pflanzentheilen gewonnen werden und dieselben Nährstoffe enthalten, findet stets eine andere Form der Fortpflanzung statt. Da *Sporodinia* gleichfalls parasitisch und saprophytisch vorkommt, so habe ich die hier gelegenen Einflüsse nebenläufig geprüft, wenngleich wir bereits gesehen haben, dass beide Fortpflanzungsarten auf todten Substraten vorkommen.

Bei einer anderen Reihe von Pilzen spielt die zeitliche Folge eine Rolle, so dass beide Fruchtformen hintereinander auftreten, wie bei vielen *Ascomyceten*. Bei *Sporodinia* sehen wir, dass auch dieses Moment nur nebenläufig in Betracht kommen kann, da ja beide Formen nebeneinander zu gleicher Zeit vorkommen.

Da bleiben dann nur noch die Einflüsse übrig, welche in dem todten Substrate selbst vorhanden sein müssen, und welche sich auf die chemische Natur und die physikalische Beschaffenheit desselben beziehen.

Diese Einflüsse können insofern wirksam sein, als sie mit der Ernährung verknüpft sind, ausserdem dadurch, dass sie unabhängig von dieser als directe Reize auslösend wirken.

Wir müssen daher zunächst die Einflüsse der Ernährung näher untersuchen.

Das Wachsthum der Mycelien der Pilze ist ganz und gar von ihrer Ernährung abhängig. Zur Ernährung gebrauchen sie die sogenannten Nahrungsstoffe, das sind chemische Substanzen aus vier verschiedenen Körpergruppen, die in jeder ausreichenden Nahrung vertreten sein müssen:

1. organische stickstoffhaltige Substanzen,
2. organische stickstofffreie Substanzen,
3. anorganische Salze,
4. Wasser.

Das Nahrungsbedürfniss der Pilze kann nur von sehr verschiedenen Vertretern aus der Reihe der beiden ersten Klassen von Nahrungsstoffen bestritten werden, und es ist hier die Möglichkeit gegeben, dass es diese verschiedenen Nährstoffe sind, welche eine Einwirkung auf die Fruchtform unseres Pilzes besitzen, wie es Klebs angiebt. (Nährstoffwirkung der Körper.)

Die hauptsächlichsten organischen Vertreter dieser Gruppen, die in allen natürlichen Substraten vorkommen, sind die folgenden:

I. Stickstofffreie organische Nahrungsstoffe	1. Kohlehydrate	Stärke, Cellulose, Inulin	unlöslich.
		Traubenzucker, Rohrzucker etc.	löslich.
	2. Fette und Oele		
	3. Pflanzensäuren.		
II. Stickstoffhaltige organische Nahrungsstoffe	Eiweissstoffe.		

Trotzdem die organischen Substrate gewöhnlich alle zum Leben nöthigen Nährstoffe enthalten, überwiegt in den meisten doch einer derselben so sehr, dass wir das Verhältniss der verschiedenen Nährstoffe zu einander und die dadurch bedingte Ernährungsverschiedenheit besonders zu beachten haben.

Aus der unendlichen Zahl von Analysen der verschiedensten pflanzlichen Producte, welche behufs ihrer Bewerthung ausgeführt werden, ist es als feststehende Thatsache abzuleiten, dass dieselben (einschliesslich der Pilze) eine bestimmte, nur innerhalb gewisser Grenzen schwankende chemische Zusammensetzung besitzen; nur der Wassergehalt ist verhältnissmässig grossen Schwankungen unterworfen.

Hieraus ergiebt sich, dass das Verhältniss, in dem die verschiedenen Nahrungsstoffe von einem Organismus als Baustoffe gebraucht werden, auch ein constantes sein muss.

Demnach wird ein Substrat für die Ernährung um so günstiger sein, je mehr das in ihm vorhandene Verhältniss aller dieser Stoffe zu einander demjenigen des Bedürfnisses entspricht. (Normallösung.)

Es wird also meine Aufgabe sein, die Ernten des Pilzes mit den in der Nahrung verabreichten Nährstoffmengen in Beziehung zu bringen und besonders zu untersuchen, welcher Einfluss auf die Ernährung mit dem veränderten Verhältniss dieser Stoffe zu einander verbunden ist. Die Möglichkeiten dieser Veränderungen bestehen darin, dass

a) einer oder mehrere der nothwendigen gelösten Nährstoffe in verhältnissmässig geringerer Menge vorhanden ist, als die übrigen, während ihr Verhältniss zum Wasser dabei im wesentlichen ein gleiches bleibt;
b) das Verhältniss der gelösten Nährstoffe zu einander ein constantes ist, aber ihre Beziehung zum Wasser eine Aenderung erfährt.

Hier (b) kommen wir zugleich zu den für die Ernährung besonders wichtigen Einflüssen, welche mit der physikalischen Beschaffenheit des Substrates verbunden sind. Denn das Wasser spielt bei der Ernährung der Organismen

eine zweifache Rolle. Einmal ist es ein Nahrungsstoff, der so wie die anderen für den Aufbau etc. verwendet wird, dann aber ist es gleichzeitig das Transportmittel für alle anderen Nahrungsstoffe und steht mit ihnen in besonderen physikalischen Beziehungen. Sofern das Wasser im Verhältniss zu den anderen Nährstoffen in sehr grosser Menge vorhanden ist, sind Aenderungen innerhalb gewisser Grenzen von geringerer Bedeutung, da die Mycelien die Nährstoffe aus sehr grosser Verdünnung aufnehmen und überschüssiges Wasser eventuell wieder ausscheiden können.

Die Wirkungen der Concentration treten vielmehr erst ein, wenn das Verhältniss zu Ungunsten des Wassers sich verändert und die osmotischen Kräfte der Nährlösung einen gewissen Grad erreichen, der den optimalen Innendruck des betreffenden Organismus übersteigt. Hier kommt nun die Wirkung auch solcher Körper in Betracht, welche mit der Ernährung an sich nichts zu thun haben. Auch die unlöslichen organischen Stoffe werden an dieser Stelle insoweit zu berücksichtigen sein, als der Pilz im Stande ist, sie aufzulösen.

Schliesslich kommt die specifische Einwirkung besonderer löslicher Substanzen in Betracht, welche weder mit der Ernährung, noch mit der Concentration zusammenhängt.

Im Sinne dieser Fragestellungen habe ich zunächst eine Versuchsreihe auf den verschiedenen natürlichen Substraten angesetzt, um hier die nöthigen Anhaltspunkte für die mögliche Beeinflussung zu gewinnen. Die Jahreszeit gestattete, die Versuche bei verschiedenen gleichmässigen Temperaturen auszuführen, im warmen Zimmer von ca. 15—18° C. und in einem kalten Raum von ca. 7—9° C. Das sind Temperaturen, wie sie in der Natur während der Vegetation der Pilze im Sommer und im Herbst vorkommen und eine Beurtheilung ihres natürlichen Einflusses gestatten. Bei wesentlich tieferen Temperaturen findet keine Entwickelung mehr statt und ebensowenig bei sehr viel höheren. Eine üppigste Zygotencultur, welche sich im Stadium der Verschmelzung der zygotenbildenden Aeste befand, wurde schon durch eine andauernde Temperatur von 30° C. getödtet.

2. Die Cultur von Sporodinia auf natürlichen Substraten.

Die natürlichen Substrate sind meist nicht vollständig zu sterilisiren, ohne sie allzusehr zu verändern. Bei einer 15 Minuten dauernden Einwirkung heissen Dampfes sind erfahrungsgemäss in den geschlossenen Schalen die meisten anderen Schimmelpilze getödtet, worauf es in erster Linie ankommt. Die Versuche auf lebenden Pilzen unternahm ich an den jungen Hüten von *Chalymotta campanulata*, den ich auf Pferdemist in üppigster Cultur hatte, indem ich die Sporen des Pilzes mit einer Nadel in das Fleisch des jungen Hutes einimpfte.

Aus der auf den nächsten Seiten folgenden Tabelle ist alles Nähere ersichtlich.

Die Resultate dieser Reihe sind die folgenden:

1. Auf einer Anzahl lebender Substrate, die nach ihrer Tödtung das Wachsthum des Pilzes gestatten, kann derselbe nicht vegetiren und auf den übrigen ist seine Entwickelung gegenüber den getödteten zumeist beeinträchtigt.

II. Reihe. **Die Cultur von Sporodinia auf natürlichen Substraten.**

Gefässe: Gläserne Culturschalen von ca. 9 cm Durchm. und 5 cm Höhe, mit Glasdeckeln bedeckt. — **Sterilisation:** 15 Min. im Dampftopf bei 100°. — **Aussaat:** Die eben ausgereiften Sporen einer reinen Brotcultur in steril. Wasser vertheilt und steril und gleichmässig angesprüht. — **Datum der Aussaat:** 4. XII. 1900. — **Aufbewahrung:** In Culturschränken, die nur wenig Licht erhalten.

Gruppe	Substrat	Zubereitung desselben	Cultur-Ergebniss: a) In der Kälte (Durchschnittstemp. des Raumes: Morgens 8° C., Mittags 9° C.)	Cultur-Ergebniss: b) In der Wärme (Durchschnittstemp. des Raumes: Morgens 15° C., Mittags 18° C.)	Vergleichs-Culturen auf denselben aber **lebenden** Substraten in der Wärme
1. Unlösliche Kohlehydrate u. 2. fettes Oel.	**Pappel-Holz**	Handtellergrosse, getrocknete Scheiben im Herbst geschnittener Zweige. 3 Stunden in Wasser geweicht und auf feuchtem Moos sterilisirt.	**Sp.** ziemlich reichlich gebildet nach 8 Tagen.	**Sp.** Dieselbe Entwickelung schon nach 4 Tagen.	
	Kartoffel (Stärke)	Mit Seife u. Bürste gereinigt, mit Wasser abgespült, in Fliesspapier einzeln eingewickelt u. im Drahtkorb gedämpft. Mit sterilem Messer durchschnitten u. d. Flächen besät.	**Sp.** nach 8 Tagen geringe Entwickelung, später etwas mehr.	**Sp.** Nach 5 Tagen ebenso, schlechter als auf Holz.	Auf unsterilisirten lebenden Kartoffeln fand keine Entwickelung statt.
	Dahlien-Knolle (Inulin)	Wie Kartoffeln behandelt.	**Sp.** minimale Entwickelung.	**Sp.** ebenso.	Keine Entwickelung.
	Palmkernkuchen (Reservecellulose und Oel)	Mit Wasser begossen, bis ganz zerfallen, dann sterilisirt.	**Sp.** sehr geringe Entwickelung, einige Sp.	**Sp.** ebenso.	
	Wallnüsse (Oel)	Zerschnitten und auf feuchtem Torfmoos sterilisirt.	**Sp.** Mit der Zeit eine ziemlich reichliche Entwickelung derselben.	**Sp.** ebenso, nur früher.	
3. Pflanzensäuren.	**Aepfel,** etwas sauer	Gereinigt, zerschnitten und sterilisirt.	**Sp.** Nach 14 Tagen geringe Entwickelung.	**Sp.** Dasselbe nach 8 Tagen.	Keine Entwickelung.
	Apfelsine	Wie Apfel.	**Sp.** Nach 8 Tagen in schöner Ausbildung und reichlicher Zahl.	**Sp.** Dasselbe nach 5 Tagen.	**Sp.** Fast ebenso reichliche Entwickelung wie auf den sterilisirten.

4. Gelöste Kohlehydrate.	**Futter-Rübe** (wässrige)	Wie Apfel.	**Sp.** Nach 8 Tagen viele Träger — später sehr reichliche Sporangien.	**Sp.** Nach 5 Tagen Sp. in reichlicher Entwickelung. Träger kürzer.	
	Birne (nicht sehr süss)	Wie Apfel.	**Sp.** Nach 10 Tagen Sp.-Bildung.	**Sp.** Nach 4 Tagen bereits lange Träger.	Ebenfalls Sp. weniger üppig.
	Carotte	Wie Apfel.	**Sp. u. Zg.** Einige bereits nach 8 Tagen — später sehr üppige Entwickelung.	**Sp.** Nach 4 Tagen sehr üppige Sp.-Entwickelung, die sich noch steigert, später auch einige Zygoten.	Minimale Entwickelung.
	Pflaumen (mit Wasser ausgezogen)	Mit Wasser ausgezogen zur Bereitung von Pflaumendecoct. Wiederholt sterilisirt.	**Sp. u. Zg.** Nach 8 Tagen einige Sp. u. Zg. Entwickelung sich später noch steigernd.	**Sp. u. Zg.** Nach 4 Tagen meist nur Sp.	
	Bananen	Gereinigt, der Länge nach durchschnitten u. auf feuchtem Moos sterilisirt.	**Zg.** Nach 8 Tagen mit Zygoten ganz bedeckt, später auch einzelne Sp.-Büschel.	**Zg.** Dasselbe nach 4 Tagen, später auch auf das Moos übergehend. Einzelne Sp.	Fast ausschliessliche Zygotenbildung wie auf den sterilisirten Früchten.
5. Stickstoffreiche Substrate.	**Stein-Pilze und Hypholoma-Fruchtkörper** (getrocknet)	Mit wenig Wasser aufgeweicht und auf feuchtem Moos sterilisirt.	**Zg. u. Sp.** Nach 8 Tagen Zg. und Sp. in gleicher Ueppigkeit.	**Zg. u. Sp.** Dasselbe bereits nach 4 Tagen.	Junge Hüte von Chalymotta campanulata mit d. Sporen inficirt. Nach 6—7 Tagen brechen Sporangien hervor in sehr reichlicher Ausbildung; dabei stirbt der Hut, sintert zusammen, und dann entstehen auf ihm nachträglich die Zygoten.
	Fleisch und Eier	Gekocht, in Scheiben geschnitten und besät.	**Sp.** Sehr geringe Entwickelung, später Bakterien!	**Sp.** ebenso.	
	Pferdemist	Einige Pferdeäpfel, möglichst frisch und unversehrt einmal sterilisirt.	**Sp.** Nach 8 Tagen feiner Mycelüberzug, später reichliche Sp.-Bildung.	**Sp.** Dasselbe nach 4 Tagen.	Auf einem anderen Mist wurden fast ausschliesslich Zygoten, nicht sehr reichlich, gebildet.
	Kuhmist	Möglichst frisch, einmal sterilisirt.	**Sp.** Sehr geringe Entwickelung.	**Sp.** ebenso.	

In den lebenden Hüten von *Chalymotta campanulata* vermag sich der Pilz auszubreiten. Nach einigen Tagen erscheint die ganze Oberfläche derselben von herabhängenden Sporangien bedeckt, und nach einiger Zeit sinkt der Hut getödtet zusammen; alsdann erscheinen auf ihm hinterher die Zygoten in üppiger Ausbildung. So oft ich den Pilz auf unsterilisirten lebenden Fruchtkörpern von Marktpilzen aussäte, vermochte er sich gegenüber der reichlichen Bacterienentwickelung nur ausnahmsweise zu behaupten. Es ist daher anzunehmen, dass in der Natur die Hutpilze bereits in der Jugend von *Sporodinia* befallen werden [1]).

Auf sterilisirten Pilzen findet gleichzeitig Sporangien- und Zygoten-Entwickelung in grösster Ueppigkeit statt.

2. Es giebt Substrate, gleichgültig, ob sie lebend oder todt sind, auf denen nur Sporangien, andere, auf denen Sporangien und Zygoten, und solche, auf denen nur oder vorzugsweise Zygoten gebildet werden.

Es muss also einen Einfluss des Substrates geben, welcher durch den verschiedenen Grad seiner Wirksamkeit die Zygotenbildung bis zur alleinigen Ausbildung fördern kann. Dieser Einfluss scheint mit der Concentration löslicher Kohlehydrate verknüpft zu sein.

Auf solchen Substraten, die die Nährstoffe in ungelöster Form enthalten, wie Kartoffeln, Oelkuchen etc., findet keine oder nur geringe Entwickelung statt. Wasserreiche Substrate mit geringem Gehalt löslicher Substanzen können den Pilz nur zur Ausbildung von Sporangien befähigen.

Mit steigender Concentration löslicher Kohlehydrate beginnt Zygotenbildung, welche auf den sehr zuckerreichen Bananen fast allein zur Ausbildung gelangen.

3. Die Temperatur ist für die Schnelligkeit der Entwickelung in sehr hohem Grade massgebend. Bei 15—18° C. findet eine etwa doppelt so schnelle Entwickelung statt, als bei 8° C. Eine wesentliche Einwirkung auf die Fruchtform ist dagegen nicht zu constatiren.

Die nächsten Versuchsreihen bezwecken eine Bestätigung dieser Resultate, und ich prüfte Datteln, Feigen, Pflaumen, Bananen, Rosinen, süssen Kuchen etc. in geeigneter Zubereitung. Auf allen diesen Substraten kann man die üppigste Zygotenbildung erhalten.

Nachdem ich nun die Substrate kennen gelernt hatte, auf denen man die beiden Fruchtformen des Pilzes nach Belieben erhalten kann, prüfte ich an dieser Stelle den Einfluss der Feuchtigkeit der Luft, wie ich es bereits beschrieben habe. (Seite 222.)

Die natürlichen zuckerreichen Substrate enthalten ausser den Kohlehydraten noch andere Substanzen, welche möglicherweise ebenfalls an der

[1]) In diesem Herbste fand ich den Pilz in den Wäldern meiner westpreussischen Heimath sehr verbreitet. Die Hüte von Agaricinen (z. B. *Amanita muscaria*) schrumpfen, wenn sie von ihm befallen sind, auf dem Stiele zusammen, und man findet die Sporangien meist von den Rändern herabhängen. Auf den nährstoffreicheren Agaricinen und Boleten erscheint auf dem getödteten Hute meist ausschliesslich nach den Sporangien die Zygotenform.

Zygotenbildung betheiligt sein können. Um ihre Wirkung in einwandsfreier Weise zu erkennen, ist es nothwendig, Substrate von bestimmter Zusammensetzung anzuwenden und durch vergleichende Culturen zu zeigen, wie der gesteigerte ausschliessliche Zusatz der Kohlehydrate die Zygotenbildung herbeigeführt. Alsdann werde ich zu untersuchen haben, wodurch die Kohlehydrate für die Zygotenbildung wirksam sind, inwieweit sie die Ernährung fördern und welchen Einfluss ihre Concentration ausübt.

3. Die Cultur von Sporodinia auf künstlichen Substraten.

Die Zygomyceten leben in der Natur nicht mehr in Flüssigkeiten; sie sind auf das feste Land gestiegen und bewohnen feuchte Substrate. Die festen künstlichen Substrate, welche man bisher für die Cultur niederer Organismen verwendet hat, Gelatine und Agar-Agar, eignen sich für die Fadenpilze sehr viel weniger als für die Bacterien, was bereits von Brefeld, der diese Nährböden vor Koch culturell verwerthet hat, erkannt wurde. Sie verhalten sich, wenn sie durch die encymatische Einwirkung der Pilze gelöst werden, wie Flüssigkeiten und bieten den Hyphen keinen festen Halt mehr dar. Da sie behufs ihrer Sterilisation sehr oft aufgekocht werden, sind sie frei von absorbirter Luft und dann schwer durchlüftbar. Der Pilz kann deshalb nur langsam eindringen.

Folgende Versuche mögen das beweisen. In gleich grosse Culturschalen von 7 cm Durchmesser wurde Nährgelatine hineingefüllt, auf der ausschliessliche Zygotenbildung stattfindet. In das erste Gefäss kamen 50 ccm hinein, welche den Boden des Gefässes 0,6 cm hoch bedeckten, in das zweite Gefäss 100 ccm, welche eine 1,2 cm hohe Schicht bildeten, und in das dritte 150 ccm in 1,8 cm hoher Schicht. Nach 14 Tagen, als anscheinend keine Neubildung mehr eintrat, wurde geerntet, die Zygoten wurden mit ihrer Substrathaut abgehoben, gewaschen, an der Luft getrocknet und gewogen. Das Gewicht aus No. 1 betrug 0,75 g, aus No. 2 1,02 g, aus No. 3 auch 1,02 g. Es zeigte sich also, dass die Nährsubstanzen der unteren Schichten in No. 2 und 3 keine Verwendung gefunden haben. Wenn man die Culturen weiter stehen lässt, so entwickelt sich der Pilz von Neuem, bis nach mehreren Wochen das Substrat erschöpft und das Erntegewicht ein gleiches geworden ist. Die auf der Oberfläche gebildete Haut schliesst Gelatinetheilchen in sich ein, die sich schwer entfernen lassen und die quantitative Bestimmungen beeinträchtigen.

Ich musste mich desshalb nach einer anderen Methode umsehen, die ein schnelles, gleichmässiges und quantitatives Arbeiten gestattet. Da fast jedes natürliche Substrat aus einem Gerüst fester Theile (dem Zellengerüst) besteht, das mit den verschiedenen Nahrungsstoffen durchtränkt oder angefüllt ist, so kam ich auf den Gedanken, in eine Nährflüssigkeit ein solches todtes Zellengerüst hineinzulegen. Mir schienen die thierischen Schwämme am geeignetsten zu sein, weil sie sich leicht mit Flüssigkeiten vollsaugen und dabei grössere Poren besitzen, die eine gute Durchlüftung gestatten. Sie sind ausserdem sehr widerstandsfähig und in grösster Reinheit überall zu beziehen.

Die einzelnen Schwammsorten sind je nach ihrer Gewebestructur und den damit zusammenhängenden kapillaren Eigenschaften in verschiedenem Grade geeignet. Ich habe eine als Reef bezeichnete billige Sorte, welche nur in Westindien vorkommt, angewendet. Sie sind bei der Firma Lustig & Selle, hier, unter der

Bezeichnung „Reef" zu beziehen. Diese Schwämme sind durch nacheinander stattgehabte Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure, übermangansaurer Kalilösung, einer Auflösung von unterschwefligsaurem Natron und Salzsäure, und schliesslich mit Sodalösung, vollkommen von organischen Substanzen und anderen Verunreinigungen befreit.

Die Schwämme haben den Nachtheil, dass sie bei längerem Erhitzen auf 100° stark zusammenschrumpfen. Es ist desshalb nothwendig, sowohl die tränkende Nährflüssigkeit, als auch das Schwammgewebe selbst schon vorher zu sterilisiren. Ich habe diese Sterilisation folgendermassen bewerkstelligt:

Nachdem die Schwämme mit Wasser von 70° übergossen waren, wurden die unreinen Theile, die sich körnig anfühlen, ausgeschnitten und das gute Gewebe mit reinem Wasser (eventuell mit Seife!) gründlich gewaschen, bis aller Staub und Schmutz entfernt war. Alsdann wurden die einzelnen Schwämme in möglichst gleiche, flache Stücke zerschnitten und in 2—4% Salzsäure einige Tage stehen gelassen; hierbei werden alle Organismen getödtet. Von nun an müssen die Schwämme steril behandelt werden. Die Salzsäure wird mit einem Porzellanspatel möglichst ausgedrückt und die Schwämme mit sterilem Wasser nachgespült, bis keine saure Reaction mehr nachweisbar ist. Wenn man sie jedesmal gut ausdrückt, dann sind sie schon nach kurzer Zeit salzsäurefrei. Zuletzt werden sie vollständig ausgedrückt und in einem staubfreien Trockenschrank bei 60° getrocknet; sie trocknen leicht vollkommen aus und ziehen auch kein Wasser aus der Luft an. Sie werden in sterilen, gut geschlossenen Gefässen aufbewahrt und sind jederzeit gebrauchsfertig. Zum Gebrauche werden sie mit steriler Pincette in das sterile Culturgefäss gebracht, in welches vor- oder nachher die sterile Nährlösung in solcher Menge hineingewogen wird, dass sie von dem Schwamme aufgenommen werden kann. Die Benetzung beschleunigt man am besten durch Drücken des Schwammes mit der Pincette. Das Culturgefäss bedeckte ich gleich mit einem übergreifenden Glasdeckel, wozu sich die einzelnen Petri'schen Schalen sehr gut eignen, und sterilisirte das Ganze nun nochmals 5 Minuten im Dampftopf. Die Aussaat wurde mit Hülfe eines dicken Platindrahtes bewirkt, an dem die Sporen leicht hängen bleiben. Diese entnahm ich kurz vorher einer jungen, gut bedeckten Cultur durch Abschneiden einer Anzahl reifer Sporangien, welche mit dem Platindrahte in einigen Tropfen sterilen Wassers in einem kurzen Reagensgläschen vertheilt und, da sie sich leicht benetzen und zu Boden setzen, durch wiederholtes Uebergiessen und Abgiessen von sterilem Wasser gereinigt wurden. Von hier aus impfte ich die Schwämme an verschiedenen Stellen. Bei den ersten Culturen überband ich nach der Aussaat die Schalen mit sublimatisirtem Fliesspapier, wie die Apotheker offene Gefässe zu überbinden pflegen, und befestigte die Papierkappe mit einer Drahtschlinge rings an dem Gefässrande (Fig. 12, Taf. III). Darüber kam der Glasdeckel. Diese Papierlage besprühte ich in den ersten Culturtagen mit Hülfe des Pulverisators des öfteren mit Wasser, um eine Verdunstung und Concentration der Nährlösung zu verhindern. Später wurden diese Kappen nicht mehr angewendet, weil sie die Verdunstung befördern

und bei gut schliessendem übergreifendem Glasdeckel in einem geschlossenen Culturschranke eine Infection selten eintritt.

Vergleichsweise stellte ich ein durchfeuchtetes Nährsubstrat auch aus anorganischem ausglühbaren Material her, indem ich poröse Thonplatten, etwa 5 cm im Durchmesser, gereinigt und ausgeglüht, auf ebenso behandelten Glassand (50 g) in die Culturgefässe hineinlegte. Diese Unterlage wurde mit 20 ccm der Nährlösung durchtränkt und dann im Dampftopfe sterilisirt. Schliesslich verwendete ich ein organisches, nährstoffhaltiges Substrat, das sich ganz austrocknen liess. Dünne Brotscheiben trocknete ich bei 80—90° im Trockenschrank und tränkte 5 g davon mit 10 g der Nährlösung in denselben Culturschalen; dieselben wurden dann mit Inhalt wiederholt sterilisirt und besät.

Für die Beurtheilung und das Verständniss der Zygotenbildung ist es von grösster Wichtigkeit, zu erfahren, ob die Bedingungen, unter denen sie auftreten, gleichbedeutend sind mit einer Beeinträchtigung der Vegetation des Pilzes oder umgekehrt.

Die Entwickelung eines Pilzes lässt sich bis zu einem gewissen Grade schon nach dem Augenschein beurtheilen, doch ist diese Beurtheilung sehr subjectiv und gestattet keinen Einblick in den Wirkungswerth einer verschiedenartigen Ernährung. Der Nährwerth der einzelnen Nahrungsstoffe unter den verschiedenen Versuchsbedingungen lässt sich nur durch die genaue Controle ihres Verbrauches ermitteln. Wenn man dem Pilze die Nahrungsstoffe in reinster Form und in bestimmter Quantität darreicht, so kann man ihren Verbrauch durch die quantitative chemische Analyse der zurückgelassenen Nährlösung feststellen. Es stellte sich aber heraus, dass es gelingt, in einer Reihe vergleichender Versuche die Abhängigkeit der Entwickelung des Pilzes von einem in verschiedenen Mengen dargebotenen Nahrungsstoffe durch das Erntegewicht und die eventuelle Analyse dieser Ernte zu ermitteln und hieraus Rückschlüsse auf den Verbrauch zu machen [1]). Um hierbei aber genaue und richtige Zahlen zu erhalten, ist es einestheils nothwendig, dass der Pilz die Nährlösung in kürzerer Zeit vollkommen durchwachsen und ausnutzen kann; hierfür muss die Culturmethode Sorge tragen. Anderntheils aber ist es erforderlich, dass der Pilz sich leicht und quantitativ von dem Substrate abheben und ohne Verlust zur Wägung bringen lässt. Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass sich gerade bei *Sporodinia* die Fruchtträger sehr leicht von der Unterlage abtrennen lassen, weil sie an der Stelle, wo sie aus dem Substrate heraustreten, ihren kleinsten Durchmesser besitzen. Besonders aber gestattet die Zygotenform absolut genaue, quantitative Be-

[1]) Da ich die genaue Abhängigkeit erst später bei der Berechnung fand, so war es mir leider nicht mehr möglich, zur Ergänzung und Controle die Analyse der nach der Entwickelung zurückgebliebenen Nährstoffe gleichfalls auszuführen. Es bleibt daher noch die Frage offen, ob in allen Fällen der genauen quantitativen Abhängigkeit der Ernte von dem in geringster Menge vorhandenen Nahrungsstoffe, dieser letztere wirklich vollkommen oder nur bis zu einer gewissen Grenze der Nährlösung entzogen wurde. Vorläufig wurde angenommen, dass die Entnahme dann stets eine totale gewesen sei.

III. Cultur-Reihe. **Die Steigerung des Traubenzuckers.**

Nährlösung: 0,2 Pepton, 0,2 Calc. nitr., 0,2 Natr. phosph., 0,2 Kal. chlorid, 0,1 Magnes. sulfat., Liq. Fer. sesquichlor. gtt. I., Aq. dest. ad 100,0. **Gefässe:** Gläserne Culturschalen von 7 cm Durchm. und 5 cm Höhe, mit sublimatisirt. Fliesspapier überbunden und übergreifenden Glasdeckeln bedeckt. **Sterilisation:** Nährlös. Gefäss u. Substrat für sich sterilisirt, nach ihrer Beschickung 5 Min. im Dampftopf. **Datum:** Aussaat 21. XII. 00. Ernte 16. I. 01.

No.	% Zugabe von **Traubenzucker** zur Nährlösung	**A. Schwamm-Cultur** mit 20 ccm der Nährlösung	Gewicht der Ernte lufttrocken	**B. Thonplatten-Cultur** auf Sand mit 20 ccm der Nährlösung	**C. Brot-Cultur** 10 ccm der Nährlösung auf 5 gr getrocknetes Brot	Gewicht der Ernte lufttrocken	Gehalt der Ernte an Protein	% Gehalt an Protein
1.	0	**Sp.** Nach 3 Tagen einzelne Sp.-Träger. Später nur wenige gereifte Sp. **minimale** Entwickelung.	Nicht bestimmbar.	**Sp.** wie bei A.	**Sp.** u. **Zg.** Nach 3 Tagen bereits Sp. u. Zg. in gleicher Entwickelung.			
2.	10fach concentrirte Nährlösung u. 1% Trbz.	**Sp.** Nach 3 Tagen viele Sp.-Träger. Nach 5 Tagen üppige Sp.-Entw., auch einzelne Zygoten.	"		**Sp.** u **Zg.** Nach 3 Tagen Sp.-Träger in Entwickelung begr. Später Sp. u. Zg. in gleicher Ausbildung.			
3.	10%	**Sp.** Nach 5 Tagen Sp.-Träger-Entw. Nach 9 Tagen reife Sp. in reicher Ausbildung.	0,035 (?)	**Sp.** wie bei A.	**Zg.** Nach 5 Tagen Zg. in Ausbild. begr., zum Theil schon schwarz. Fortdauernde Neubildung bis zum 30. XII.	0,24	0,057	23,80
4.	25% (Fig. 12)	**Zg.** Nach 5 Tagen Zg. in Ausbild. begr. Nach 7 Tagen schwarze Zg., einige in Neubildung begr. Später einzelne Sp.	0,05	**Zg.** Nach 5 Tagen Zg. in Ausbild. begr., einige auch schon schwarz, sonst wie bei A.	**Zg.** Dasselbe.	0,27	0,065	24,40
5.	30%	**Zg.** Nach 3 Tagen bereits Zg. in Ausbild. begr. Nach 5 Tagen bereits die meisten Zg. schwarz. Später einzelne Sp.	0,058	**Zg.** Nach 5 Tagen Zg. in Ausbild. begr. Nach 7 Tagen meist schwarz. Später einzelne Sp.	**Zg.** Nach 3 Tagen Zg. bereits in Ausbild. Nach 5 Tagen mit schwarzen Zg. bedeckt. Später einzelne Sp.	0,183	0,017	26,20
6.	40%	**Zg.** Nach 5 Tagen weisse und schwarze Zg. Nach 7 Tagen die meisten schwarz, einige in Neubildung.	0,054	**Zg.** Nach 7 Tagen die Zg. in Ausbildung begr., zum grossen Theil schon schwarz.	**Zg.** Nach 5 Tagen mit weissen und schwarzen Zg. bedeckt.	0,14		
7.	50%	**Zg.** Nach 5 Tagen Zg. in Ausbild., weiss. Nach 7 Tagen Zg. z. grössten Theil schwarz, später einzelne Sp.	0,045	**Zg.** Nach 7 Tagen Zg. alle erst in Ausbild. begr., später einzelne Sp.	**Zg.** Nach 3 Tagen bereits Zg. einseitig in Ausbild. begr. Nach 5 Tagen weisse und schwarze Zg. Später einzelne Sp.	0,08		
8.	60%	Keine fructificative Entwickelung mehr.	0	Wie bei A.	Wie bei A.	0		

stimmungen, weil ein Verstauben und Abfallen der Sporen nicht eintreten kann. Wichtiger ist es noch, dass die Substrathaut mit der gesammten Fructification sich von dem Schwamme quantitativ und ohne fremde Einschlüsse abheben lässt, was auf anderen, festen Substraten meist nicht möglich ist. So ist die Zygotenform zufolge ihrer morphologischen Beschaffenheit wie geschaffen für exacte quantitative Bestimmungen und dürfte desshalb für die Entscheidung ernährungsphysiologischer Fragen auch fernerhin von Bedeutung sein.

Nach der völligen Erschöpfung des Substrates, welche bei genügender Temperatur und geeigneter Beschaffenheit desselben in 2—3 Wochen immer eingetreten ist, hob ich den zusammenhängenden Filz der Fruchtträger mitsammt der Substrathaut, sofern eine solche gebildet war, von dem Substrate mit der Pincette vorsichtig ab und durchsuchte dasselbe auch im Innern, weil sich die Zygoten in Höhlungen desselben ausbilden können. Sofern dies der Fall war und wenn sich eine saubere Trennung vom Substrate nicht ausführen liess, übergoss ich die Haut und Zygoten in einem Gefäss mit reinem Wasser und wusch sie auf diese Weise vollkommen aus [1]). In jedem Falle liess ich die abgehobenen Fruchtformen etwa eine Woche auf Fliesspapier an einem warmen und luftigen Orte trocknen, bis keine Gewichtsabnahme mehr eintrat. Da die Substrathaut und das Zygotengewebe hygroskopisch sind, muss die Wägung bei möglichst trockener Luft vorgenommen werden. In der Versuchsreihe auf Sand und Thon liess sich das Gewicht der Ernte leider nicht bestimmen, weil die anhaftenden Sandkörner nicht ohne Verlust zu entfernen waren.

Jeden Einzelversuch habe ich mit so grossen Nährstoffmengen auszuführen gesucht, dass das Gewicht der Pilzernten für die Ausführung quantitativer Stickstoffbestimmungen nach Kjeldahl ausreichte. In einzelnen Fällen wurden auch Asche-Analysen ausgeführt. Die anderen Bestimmungen sind in den Pilzernten, weil so kleine Mengen nicht ohne Verlust zu pulvern sind, kaum genau ausführbar. Ich habe mich desshalb darauf beschränkt, aus dem Gehalt an Protein und Asche Rückschlüsse auf die anderen Bestandtheile zu ziehen. Das Protein wurde aus dem gefundenen N-Gehalte durch Multiplication mit 6,25 berechnet.

In der folgenden Reihe (Seite 254) habe ich zunächst den Traubenzucker geprüft, indem ich ihn derselben Nährflüssigkeit, welche alle übrigen Nährstoffe in geringer, aber ausreichender Menge enthält, in steigenden Prozenten zusetzte.

Resultate.

In einem künstlichen Nährsubstrat, das alle für das Leben von *Sporodinia* nöthigen Nahrungsstoffe in geringen Mengen enthält, wird durch eine einseitig gesteigerte Zugabe von Traubenzucker (25—50%) die Zygotenbildung in allen Fällen herbeigeführt. Hierdurch wird das in der vorigen Reihe auf den natürlichen Substraten gewonnene Resultat in einwandfreier Weise bestätigt.

[1]) Auch diese Eigenschaft, sich ohne Verlust vollständig auswaschen zu lassen, macht die Zygotenform für quantitative Bestimmungen so sehr geeignet.

Bei einem Traubenzuckergehalt von 60% findet eine Fructification des Pilzes nicht mehr statt.

In allen übrigen Culturen treten die Fructificationsorgane fast zur gleichen Zeit auf. Der Pilz vermag also selbst bei einer Concentration von 50% Traubenzucker in derselben Zeit dieselbe Entwickelungshöhe zu erreichen, als in zuckerarmer Nährlösung. Es lässt sich sogar mit steigender Concentration eine deutliche Förderung des zeitlichen Auftretens der Fructification beobachten: Einmal in conc. Salzlösung die geförderte Sporangienbildung und dann bei 30% Traubenzuckergehalt das frühere Auftreten der Zygoten. Wenn wir dieses Ergebniss mit den Untersuchungen Eschenhagens[1] vergleichen, so finden wir, dass dies bei den von ihm geprüften Schimmelpilzen nicht der Fall ist, dass dieselben vielmehr mit so gesteigerter Concentration eine gesteigerte, zeitliche Verzögerung ihrer Entwickelung erfahren.

In der Reihe B ist die Entwickelung überhaupt beeinträchtigt, und in C ist unter Mitwirkung der osmotischen Kraft der im Brote gelösten Stoffe schon zu Anfang der Traubenzuckersteigerung der Höhepunkt der zeitlichen Entwickelung (No. 1 und 2) erreicht, um bis zuletzt fast constant zu bleiben.

Andererseits ist es aber ebenso bemerkenswerth, dass die Zygotenform bei einer Concentration von 50% noch in derselben quantitativen Entwickelung statthat, die auf diesem Substrate überhaupt möglich ist. Wenn wir nun die Ernte der Reihe A mit den in der Lösung gegebenen Nährstoffen vergleichen, so finden wir sie in bestimmter Abhängigkeit von dem Peptongehalte derselben. Den 0,04 gr Pepton der Nährlösung entsprechen 0,055 der Ernte. Da die Mycelien des Pilzes nicht mitgewogen sind, so erscheint die Ernte etwa doppelt so gross, als die Peptongabe der Nährlösung. Nur die Sporangienernte im Versuch 3, die auch ohne Sporenverlust nicht zur Wägung gebracht werden kann, bleibt hinter der Normalernte zurück.

Aus diesen Erntemengen ersehen wir ferner, dass die Gaben des Traubenzuckers zu ihr in gar keiner Beziehung stehen.

Im Versuche 3 werden bei einer Traubenzuckergabe von 10%, welche für eine mehr als 10 Mal so grosse Ernte ausgereicht hätte, nur Sporangien gebildet, und erst bei 25% treten Zygoten auf. Nun wäre es aber möglich, dass die chemische Zusammensetzung der Ernte durch das verschiedene Verhältniss der Nährstoffe gleichsinnig verändert würde und dass die Zygotenbildung eine Wirkung dieser Veränderungen sei.

Die Analysen der Zygotenfruchtform der Reihe C, welche eine für die Ausführung von Stickstoffbestimmungen genügende Erntemenge ergaben, beweisen aber, dass der Gehalt von Protein mit zunehmender Concentration scheinbar eher eine Steigerung erfährt, dass also auch eine wesentlich verschiedene Zusammensetzung der Zygotenernte innerhalb der Reihe nicht statthat. Es kann sich somit keinesfalls um eine Nährstoffwirkung des Trauben-

[1]) Eschenhagen, Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen. Stolp 1889.

zuckers handeln, und es bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass hier eine Concentrationswirkung des osmotisch wirksamen Traubenzuckers vorliegt. Wenn das der Fall ist, dann müssen auch alle anderen osmotisch wirksamen Nährstoffe dieselbe Wirkung hervorrufen, ebenso solche Körper, welche als Nährstoffe überhaupt nicht in Betracht kommen.

Nur in der Brotreihe C sehen wir mit der gesteigerten Zugabe des Traubenzuckers eine allmählich entsprechend abnehmende Erntemenge. Es hat zunächst den Anschein, als ob durch die Concentration zwar keine zeitliche, wohl aber eine Verminderung der auf dem Substrate möglichen quantitativen Entwickelung stattgefunden habe. Hier sind die Verhältnisse zunächst nicht so durchsichtig, weil das Brot selbst eine Menge von löslichen Stoffen enthält, die dem Pilze als Nahrungsstoffe zugänglich sind, und die ausserdem eine bedeutende osmotische Wirkung hervorbringen. So sehen wir auf dem mit der zuckerfreien Nährlösung getränkten Brote Zygoten und Sporangien in gleicher Entwickelung und schon bei 10% Zuckergehalt die Zygoten in bevorzugter Ausbildung. Wie die Zahlen angeben, gestatten die im Brote dem Pilze zugänglichen Nährstoffe eine 10 Mal so grosse Entwickelung desselben, als in der entsprechenden Nährlösung der Reihe A. Die allmähliche Abnahme der Ernte beruht aber voraussichtlich auf der mit der steigenden Concentration verbundenen Abnahme des zur Ernährung nöthigen Wassers. Im Versuch 4 erhielt das wasserfreie Brot in den 10 ccm der 25% Traubenzuckerlösung nur 7,5 g Wasser. Wir haben aber gesehen, dass die Entwickelung des Pilzes und damit die Entnahme des Wassers höchstens bis zu einer Concentration von 60% des Traubenzuckers erfolgt.

Von den 75% des zugeführten Wassers würden im Versuch 4 nur 5,5 g Wasser
„ „ 70% „ „ „ „ „ „ 5 „ 4,6 „ „
„ „ 60% „ „ „ „ „ „ 6 „ 2,8 „ „
„ „ 50% „ „ „ „ „ „ 7 „ 1,0 „ „
dem Brote entziehbar verbleiben, wobei die osmotischen Kräfte des trockenen Brotes noch unberücksichtigt geblieben sind.

Aus dem Verhältniss des in diesen Versuchen verfügbaren Wassers zu der Trockensubstanz der Ernte:

Versuch No.	Verfügbares Wasser	Trockengewicht der Ernte	Wasser : Ernte
4	5,5	0,27	1:20
5	4,6	0,183	1:25
6	2,8	0,14	1:20
7	1,0	0,08	1:12

ist zu entnehmen, dass hier wahrscheinlich eine Abhängigkeit der Ernte von dem verfügbaren Wasser besteht, und dass der Pilz auch das Wasser bis zu einer maximalen Höhe quantitativ dem Substrate entziehen kann, ohne in seiner zeitlichen Entwickelung wesentlich beeinträchtigt zu sein. Es ist zu bemerken, dass der Pilz den 5 g des getrockneten Brotes gewiss nur

einen Theil dieses verfügbaren Wassers entziehen kann und dass derselbe die Nährlösung desshalb in einer sehr grossen Concentration aufzunehmen im Stande sein muss. Auf die Bedeutung dieser Thatsache werde ich erst später einzugehen haben.

Die Culturen auf den Thonplatten waren sowohl zeitlich, als auch dem Ansehen nach deutlich beeinträchtigt gegenüber den Schwammculturen; ich habe sie desshalb nicht mehr ausgeführt.

Es waren unter den angegebenen Bedingungen bei 10% Traubenzuckerzugabe nur Sporangien, bei 25% nur Zygoten gebildet worden. Es fragt sich nun, ob dieser Uebergang ein plötzlicher ist, oder ob er allmählich stattfindet. Die Versuche wurden auf Schwämmen wie in der vorigen Reihe ausgeführt; es wurde aber die doppelte Menge der Nährlösung und entsprechend grössere Schwämme angewendet. Die Resultate waren die folgenden:

% an Traubenzucker	Form des Pilzes		Trockengewicht der Ernte
12%	nur Sporangien	nach 6 Tagen Beginn der Fructification; fast gleiche Entwickelungshöhe.	0,082
14%	meist Sporangien, auch Zygoten		0,096
16%	Sporangien und Zygoten in gleicher Ausbildung		0,102
18%	meist Zygoten, auch Sporangien		0,110
20%	meist Zygoten, einzelne Sporangien		0,120

In dieser Reihe sehen wir den allmählichen Uebergang der Sporangienbildung in diejenige der Zygoten. Gleichzeitig ist damit verbunden eine allmähliche Erhöhung der Erntemengen. Da die verwerthbaren Nährstoffmengen dieselben sind, und so viele Sporangiensporen nicht verloren gehen können, so müssen wir annehmen, dass die Zygoten unter den obwaltenden Bedingungen eine bessere quantitative Ausnutzung des Substrates gestatten oder bei gleicher Aufnahmefähigkeit in Folge geringeren Energieverbrauchs verhältnissmässig mehr Trockensubstanz bilden. (Höherer öconomischer Coefficient!)

Entsprechend der grösseren Menge der Nährlösung ist auch die zeitliche Entwickelung in diesen Versuchen etwas verzögert.

In der folgenden Reihe (Seite 259) wurde die Cultur von *Sporodinia* auf künstlichen Schwammsubstraten unter Steigerung des Peptons ausgeführt.

Resultate.

Durch den gesteigerten Zusatz des Peptons zu einer Nährlösung, welche alle anderen nöthigen Nährstoffe enthält, lässt sich der Uebergang der Sporangienbildung zur Zygotenfruchtform ebenso leicht herbeiführen, wie durch Traubenzuckerzusatz.

IV. Cultur-Reihe.

Die Concentrations-Steigerung des Peptons.

Nährlösung: a. der Versuche No. 1—5: Na^2HPO^4 0,5, KCl 0,5, $MgSO^4$ 0,25, Dextrose 5,0, Aq. dest. ad 100,0; b. der Versuche No. 6—8: Na^2HPO^4 0,025, KCl 0,025, $CaHPO^4$ 0,015, $MgSO^4$ 0,01, NH^4NO^3 0,025, Dextrose 5,0, Aq. dest. ad 100.0. **Datum der Aussaat:** Versuche 1—5 am 28. II. 01; Versuche 6—8 am 14. II. 01.

Lfd. No.	Gehalt der Lösung an Trauben-zucker.	% Zugabe von Pepton.	**Schwamm-Culturen** 1—5 mit 25 ccm der Nährlös. a. 6—8 „ 50 „ „ „ b.	Gewicht der Ernte, luft-trocken	Protein der Ernte.	% Protein-gehalt der Ernte.	Ver-hältniss des Trauben-zuckers zur Ernte.	Ernte ab-züglich des Proteins.
1.	1,25	0	**Sp.** Sehr spärliche Entwickelung, einzelne Sp.-Träger mit schlecht entwickelten Sp.	Nicht bestimmbar.				
2.	1,25	5%	**Sp.** Ueppigste Sp.-Entwickelung, später einzelne Zygoten.	0,51	0,214	40,75	1:0,4	0,3
3.	1,25	10%	**Zg.** u. **Sp.** Hauptsächlich Zygoten, reichliche Sp.-Entwickelung.	0,677	0,28	41,37	1:0,54	0,4
4.	1,25	16,6%	**Zg.** Nur Zygotenbildung.	0,671	0,29	43,94	1:0,54	0,38
5.	1,25	6% $NaNO_3$	**Sp.** Geringe Sp.-Entwickelung. Gegenüber 1 deutlich gefördert.	Nicht bestimmbar.				
6.	2,50	5%	**Zg.** **Nur** Zygoten von brauner Farbe.	1,346	0,55?		1:0,54	0,8
7.	2,50	10%	**Zg.** **Nur** Zygoten von brauner Farbe.	1,370	0,56?		1:0,54	0,8
8	2,50	25%	**Zg.** **Nur** Zygoten von brauner Farbe.	0,863	0,37		1:0,34	0,5

In so hohen Concentrationen, wie der Traubenzucker, lässt sich das Pepton vermuthlich desshalb nicht anwenden, weil es, wie wir sehen werden, die anorganischen Salze des Fleisches enthält, die in grösseren Mengen giftig wirken.

In reiner Traubenzuckerlösung kann der anorganische Stickstoff unter den angegebenen Versuchsbedingungen nur in sehr geringer Menge verwendet werden (Versuch No. 5).

Wie in der vorigen Reihe das Erntegewicht des Pilzes abhängig war von der verhältnissmässig kleinsten Menge des Peptons, so sehen wir hier dieselbe Abhängigkeit von der im Verhältniss zum Pepton zu geringen Menge des Traubenzuckers. Es zeigt sich auch hier, dass erst die Zygotenform geeignet ist, diese Abhängigkeit quantitativ gleichmässig zum Ausdruck zu bringen. Die Sporangienernte im Versuch 2, in dem die verwerthbaren Nährstoffe in genau so grosser Menge vorhanden sind, beträgt nur 0,51 g. Mit dem Beginne der Zygotenbildung steigt sie auf 0,67, welche Zahl auch bei 16,6% Pepton die gleiche bleibt. Im Versuche 6 und 7 sehen wir mit der Verdoppelung des Traubenzuckers auch die doppelten Erntemengen zum weiteren Be-

weis für die Abhängigkeit derselben von dem Traubenzuckergehalt der Nährlösung. Diese genaue Abhängigkeit der Entwickelungsgrösse der Zygotenform einerseits von den verabreichten Pepton- und andrerseits von den Traubenzuckermengen beweist, dass bei diesem pilzlichen Organismus der öconomische Coefficient stets derselbe bleibt, und dass im Gegensatze zum thierischen[1]) eine Vertretung der Kohlehydrate durch Eiweissstoffe, auch soweit sie gut verwerthbar sind, nicht eintreten kann.

Es kommt dies offenbar daher, dass der thierische Organismus sich die grösste Zeit seines Lebens, ohne zu wachsen, nur im Nährstoffgleichgewicht erhält und die aufgenommene Nahrung zum allergrössten Theile für die Betriebsenergie verwendet. Bei den *Phycomyceten* giebt es einen vergleichbaren Zustand höchstens im latenten Leben der Dauersporen, ihr eigentliches Dasein bedeutet Wachsthum und Fortpflanzung in schnellster Aufeinanderfolge. Dementsprechend werden hier die Nahrungsmengen zumeist als Baustoffe verwendet. (Seite 269.)

Bei einem Gehalt von 25% Pepton ist die Ausnutzung, wie Versuch No. 8 das zeigt, keine quantitative mehr[2]).

In allen Fällen hat die vermehrte Peptonzugabe eine Verwendung als Nährstoff nicht finden können. Es kann sich hier daher genau so wie in der ersten Versuchsreihe lediglich um eine physikalische Concentrationswirkung des überschüssigen Peptons handeln. Wie wir aus der folgenden Tabelle ersehen, steht das Gewicht der Ernte zu dem Gehalt der Nährlösung an Traubenzucker in allen Fällen in dem Verhältniss von 1 : 1,85. Wenn wir daher unseren Pilz innerhalb der angegebenen Bedingungen in einer Nährlösung von unbekanntem Traubenzuckergehalte cultiviren, so können wir aus dem Gewichte der Ernte durch Multiplikation mit diesem Factor den Gehalt der Lösung an Traubenzucker mit einer Genauigkeit berechnen, wie sie auf chemischem Wege kaum erreicht werden kann. (Vergl. die folgende Tabelle.) Da diese quantitative Abhängigkeit der Entwickelung auch vom Pepton, wenn es in verhältnissmässig geringster Menge vorhanden ist, besteht, und ebensowohl von allen übrigen vom Pilze verwerthbaren Nährstoffen, so eignet sich die Zygotenform von *Sporodinia* zur Ausführung genauester quantitativer Bestimmungen löslicher Nahrungsstoffe[3]).

Des Weiteren zeigen die Stickstoffbestimmungen der Pilzernte, dass unser Pilz bei überschüssigem Peptongehalt eine andere procentuale Zusammen-

[1]) Rubner, Die Vertretungswerthe der hauptsächlichsten organischen Nahrungsstoffe im Thierkörper, Zeitschrift für Biologie 1883. Viele Pilze (z. B. *Penicillium*) verstehen es auch, ihren Bedarf mehr oder weniger einseitig aus allen möglichen organischen Nährstoffen (z. B. Pepton) zu decken. Es lassen sich dann für jeden einzelnen Nährstoff ökonomische Coefficienten feststellen, die den isodynamischen Werthen nicht entsprechen, und unter verschiedenen Bedingungen verschieden sind (siehe Pfeffer, Physiologie).

[2]) Es kann sich hier, wie wir später sehen werden, um eine giftige Nebenwirkung der im Pepton enthaltenen Salze handeln.

[3]) Weitere Arbeiten hierüber möchte ich mir zunächst vorbehalten.

setzung und einen bedeutend höheren Proteingehalt besitzt, als bei den Culturen mit überschüssigem Gehalt an N-freien organischen C-Verbindungen. Während wir hier einen Gehalt von 40—44% Protein finden, konnten wir in der vorigen Reihe 24—26% constatiren. Schon äusserlich kann man es den Zygoten ansehen, welchen Gehalt sie besitzen; die stickstoffreiche Form sieht braun, die stickstoffarme schwarz aus. Mir ist nicht bekannt, dass es einen anderen Organismus giebt, der seine Sporen oder Samen in so verschiedener Zusammensetzung auszubilden im Stande wäre[1]).

Die Bestimmung des Stickstoffgehaltes gewährt uns gleichzeitig die Möglichkeit, einen Rückschluss auf die Quantität der übrigen in der Pilzernte enthaltenen Nährstoffe zu ziehen. Die chemische Analyse ergiebt einen Proteingehalt von durchschnittlich 42%, und später ausgeführte Analysen haben einen Gehalt von ca. 3% an anorganischen Salzen ergeben. Die lufttrockene Substanz enthält ausserdem noch Wasser, das der Pilz beim Trocknen an der Luft nicht mehr abgiebt. Erst nach ihrer Tödtung und Zerkleinerung würde dieses Wasser der Zygoten genau bestimmbar sein, was bei den kleinen Mengen ohne Verlust nicht gut ausführbar war. Ich mache aber keinen grossen Fehler, wenn ich diesen Wassergehalt mit 10% ansetze, nach Analogie des mittleren Gehaltes vieler Samen[2]). Da die Zygoten, so oft ich sie untersuchte, ganz mit Fetttropfen angefüllt waren, so ist anzunehmen, dass sie mit Ausnahme des in ihren Membranen enthaltenen organischen Kohlenstoffes keine andere C-Verbindung in wesentlichen Mengen aufgespeichert enthalten. Es lässt sich unter diesen Voraussetzungen ein annäherndes Bild von der Zusammensetzung und dem Nährstoffverbrauche der Zygotenform von *Sporodinia* gewinnen, wie ich es nachstehend abgeleitet habe:

I.	Reihe	Versuchs-No.	Traubenzuckergehalt der Nährlösung	Lufttrockene Ernte	Traubenzucker: Ernte	Abgerundeter Factor	Factor mal Ernte gleich berechneter Traubenzucker	Analytischer Proteingehalt der Ernte	Verhältniss des Traubenzuckers zum Pepton in der Nährlösung
Verhältniss des Traubenzuckers und Peptons der Nährlösung zum Gehalte der Ernte.	VII	3	1,25	0,677	1,85	1,85	1,252	41,37	1,25 : 10
	„	4	1,25	0,671	1,86	1,85	1,241	43,94	1,25 : 16,6
	„	6	2,50	1,346	1,83	1,85	2,49		
	„	7	2,50	1,37	1,83	1,85	2,53		
	IV	6	2,50	1,346	1,83	1,85	2,49		
	V	6	3,75 } 5,62	1,88	1,96 } 2,96	1,85 } 2,85	3,68 } 5,56	40,44	2 : 1
	V	6	1,87 Pepton in der Nährlösung		1,00 Pepton : Ernte	1,00 Factor	1,88 berechnetes Pepton		

[1]) Verschiedene Getreidearten, Senf etc. vermögen bei überschüssiger Stickstoffdüngung grössere Mengen Stickstoff zu speichern (vergl. Versuchsstation 51, Seite 276), woselbst beim Hafer der Stickstoffgehalt von 0,49—1,5% steigt, allerdings unter abnormen Bedingungen.

[2]) Beim Trocknen im Exsiccator oder bei 96—100° im Trockenschrank verliert der lufttrockene unzerkleinerte Zygotenfilz ca. 10% Wasser; der Gehalt dürfte daher noch etwas grösser sein.

II. Chemische Zusammensetzung der Zygotenfruchtform.	Durchschnittlicher Proteingehalt der Ernte . . .	42
	Salzgehalt (Reihe IV, No. 6)	3
	Hypothetischer Wassergehalt	10
	Gehalt an organischen N-freien C-Verbindungn (hauptsächlich Fett)	45
	zusammen	100

III. a) Verhältniss dieses Gehaltes von (45%) Fett in der Ernte zum verbrauchten Traubenzucker (185%) . . 1:4,1

b) Verhältniss des Gehaltes von (42%) Protein in der Ernte zum verbrauchten Pepton (100%) . . . . 1:2,4 (?)

IV.	Verbrauch von Traubenzucker zur Bereitung von 45% Fett in den Zygoten[1]) (100 Theile Fett = 260 Theile Traubenzucker) 117% = 63,2%	des Gesammt-Verbrauchs.
V.	Bleiben übrig für die Betriebsenergie des Pilzes während der Vegetation . . . . 68% = 36,8%	

VI. Verhältniss des Verbrauchs von Pepton (e Carne Merk) : Traubenzucker . . . . 100 : 185 = 1 : 1,85

Aufnehmbares Verhältniss in der Nährlösung für die Gewinnung der stickstoffreichen Zygotenform . . . . . . { 65% Traubenzucker, 35% Pepton e Carne.

Die proportionale Steigerung aller Nährstoffe.

Wenn der Traubenzucker und das Pepton für sich allein, so müssen auch beide zusammen die Steigerung zur Zygotenbildung herbeiführen.

Gleichzeitig lag mir daran, einen osmotisch recht wirksamen und indifferenten Körper zu prüfen, der möglicherweise für die Ernährung von *Sporodinia* keine Rolle spielt. Hierzu schien das Glycerin sehr geeignet zu sein, und ich habe die Versuche so angeordnet, dass wir zunächst den Nährwerth des Traubenzuckers und des Peptons allein ohne weitere Zusätze in verschiedenen Concentrationen kennen lernen und damit im Vergleich die Wirkungen ihrer Mischung. Darauf habe ich dieselbe concentrirte Mischung nach Zugabe anorganischer Salze mit Wasser verdünnt, um von der Zygotenbildung zu den Sporangien wieder zurück zu gelangen. Diesen Verdünnungen wurde alsdann 15% Glycerin zugesetzt, in der Absicht, auch auf diesem Wege die Zygotenbildung herbeizuführen.

Hieran habe ich die Frage angeschlossen, ob auch die Stärke durch wasseranziehende Kraft in ähnlichem Sinne wirkt. Zu diesem Zwecke

[1]) Die alten von Henneberg nach dem C-Gehalte berechneten Zahlen stimmen fast überein mit den von Rubner (Zeitschrift für Biologie, Bd. 11) ermittelten isodynamischen Werthen, welche der Ausdruck gleichen Energieinhaltes sind. Die bei der Umsetzung von Traubenzucker zu Fett durch Oxydation mit dem überschüssigen O verbrannte und verlorene C-Menge liefert offenbar die hierfür nöthige Energie. Die nach obiger Rechnung für die Betriebsenergie verbrauchte Traubenzuckermenge würde also für diese Umsetzung nicht mehr in Anspruch zu nehmen sein.

wurde den Verdünnungen 10% Weizenstärke zugesetzt und die Mischung in einer Porzellanschale kunstgerecht verkleistert, alsdann in den Culturgläsern nochmals sterilisirt. Nur der Versuch A 6 und B 6 ergab eine quantitative Ernte, wie überhaupt erst bei höherer Concentration die Bildung der Zygoten eine ausschliessliche und die Entwickelung eine entsprechend quantitative ist.

V. Cultur-Reihe.

A. Die Nährlösung enthält nur Pepton und Traubenzucker, keine Salze.
Datum der Aussaat: 28. II. 01.

Versuchs-No.	% Gehalt an Traubenzucker	% Gehalt an Pepton	Schwamm-Cultur mit 25 ccm der Lösung	Gesammt-Ernte, lufttrocken	Proteingehalt %
1	0	2.5	Sporangien in sehr geringer Entwickelung. Auffallend braune Träger mit unregelmässiger Verzweigung.		
2	0	7,5			
3	5.0	0	Sporangien, in sehr vereinzelter spärlicher Entwickelung.		
4	15,0	0			
5	5,0	2,5	**Sp.** sehr üppige Entwickelung.	0,44	40,40
6	15,0	7,5	**Sp.** u. **Zg.** in sehr üppiger Entwickelung.	1,88	

B. Nährlösung: Natr. phosphat, Kal. chlorid. aa 1,5, Magnes. sulfat 0,75, Pepton 7,5, Dextrose 15,0, Aq. dest. ad 100,0. (Die zugesetzten % Glycerin und Stärke sind in 100 enthalten.) Culturbedingungen wie in den früheren Reihen.
Datum der Aussaat: 28. II. 01.

Versuchs-No.	1 Theil Nährlösung und Theile Wasser	Zusatz von Glycerin u. Stärke	Schwamm-Cultur mit 25 ccm der Nährlösung	Ernte, lufttrocken	Protein-Gehalt der Ernte	Stickstoffgehalt der Ernte in %	Protein-Gehalt der Ernte in %	Peptongehalt der Nährlösung
1	1+1	0	**Sp.** u. **Zg.** Nach 5 Tg. Mycelhaut. „ 8 „ dicht m. Trägern besetzt. „ 13 „ Zygoten u. Sporangien.	0.85(?)	0.331	6,23	38,94	
2	1+2	0	**Sp.** u. **Zg.** Nach 5 Tg. Mycelhaut, weniger dicht. „ 8 „ **Sp.** u. **Zg.** in Ausbildung. „ 13 „ **Sp.** u. **Zg.**, meist Sp.	0,51	0.201	6,39	39,6	
3	1+4	0	**Sp.** Nach 8 Tagen üppigste Entwickelung.	0,407	0,149	5,8	37,25	
4	1+8	0	**Sp.** Nach 8 Tagen reichliche Entwickelung.	0,184	0,0707	6,15	38,44	
5	1+16	0	**Sp.** Nach 8 Tagen reichliche Entwickelung.					
6	1+2	15% Glyc.	**Zg.** u. **Sp.** Nach 8 Tagen fast nur Zygoten, wenige Sp.	1,133	0,346	4.88	30.50	0,625
7	1+4	15% Glyc.	**Zg.** Nach 8 Tagen meist Zygoten, einzelne Büschel von Sp.	0,485	0,132	4.34	27.12	0,375
8	1+8	15% Glyc.	**Sp.** u. **Zg.** Nach 8 Tagen Zg. u. Sp. in gleicher Entwickelung.	0,33	0,0899	4,36	27,25	0,21
9	1+2	10% Stärke	**Sp.** Ueppige Sp.-Entwickelung.	0,672	0,163	6,23	38,94	
10	1+4	10% Stärke	**Sp.** Reichliche Sp.-Entwickelung.	0,42	0,149	5.7	35,34	

Resultate.

In den reinen Lösungen von Traubenzucker oder Pepton findet eine äusserst geringe und abnorme Sporangienbildung statt, die beim Traubenzucker eine Wägung nicht mehr ermöglicht [1]). Erst wenn beide gemischt werden, findet die üppigste Entwickelung statt, bei geringerem Gehalt blos Sporangien, bei erhöhter Zugabe vorzugsweise Zygoten; die besten organischen Nährstoffe, auch das Pepton, reichen unvermischt für die normale Entwickelung des Pilzes nicht aus und können desshalb nicht entsprechend verwerthet werden. Der Versuch No. 6, in dem die gesammten Nährstoffe annähernd verbraucht wurden, beweist, dass das Pepton des Handels so viele Salze enthält, dass die Zugabe derselben überflüssig ist [2]). Reines Pepton, das nicht die Salze des Fleisches etc., aus dem es gewonnen wird, enthält, ist leider nicht im Handel käuflich. Man muss desshalb — um wenigstens vergleichbare Zahlen zu erhalten — mit demselben Handelsproduct operiren, so nothwendig es für exacte Versuche auch wäre, gerade dieses Präparat in vollkommener Reinheit preiswerth zu erhalten.

In der Reihe VB. sehen wir mit allmählicher Verdünnung dieser Lösung die Zygoten-, und Sporangienbildung in die alleinige Sporangienform übergehen und die quantitative Entwickelung in annähernder Abhängigkeit von dem Traubenzucker sich entsprechend verringern.

Erst durch den Zusatz von 15% Glycerin zur dreifachen Verdünnung erhalten wir ausschliessliche Zygotenbildung und nun quantitative Zahlen, die dem Peptongehalte der Lösung entsprechen. Diese Versuche beweisen bereits, dass der Pilz das Glycerin in ausgiebigster Weise verwendet hat. Er erhielt in der Lösung 1,25 g Traubenzucker, und seine Ernte beträgt 1,133 g. Wie wir aus der nächsten Reihe ableiten werden, gebraucht er zur Erzeugung dieses Trockengewichts ca. 2,43 Mal so viel Traubenzucker und Glycerin = 2,75 g. Er muss also ungefähr ebenso viel Glycerin wie Traubenzucker aus der Lösung aufgenommen haben. In den folgenden Reihen mit der Abnahme des Traubenzuckers scheint das Glycerin das C-Bedürfniss des Pilzes nicht mehr zu decken, so dass hier eine genaue quantitative Abhängigkeit vom Pepton nicht mehr statthat; die nächste Reihe wird über den Verbrauch des Glycerins weiteren Aufschluss geben.

Auf der Stärke erscheinen nur Sporangien, der Quantität nach etwas gefördert gegenüber den stärkefreien Culturen, sie haben mithin geringe Mengen löslicher Kohlehydrate aus dem Stärkekleister aufnehmen können; eine Concentrationswirkung ruft dieselbe offenbar nicht hervor.

---

[1]) Die Nährböden, auf denen Klebs seine Prüfung der Kohlehydrate ausgeführt hat, sind gewiss nicht frei von verwerthbaren N-Quellen gewesen. Seine Meinung, dass sich der Pilz in erster Linie von kohlehydratreichen Substraten ernährt, trifft nicht zu. Wir sahen, dass die Kohlehydrate wie alle anderen Nährstoffe nur in dem Masse verwerthbar sind, als sie das aufnehmbare Verhältniss nicht überschreiten.

[2]) Die Analyse ergab 7—8% Asche (abzüglich der flüchtigen NH^3-Verbindungen), die Herbeiführung der Zygotenbildung durch den gesteigerten Peptonzusatz geschieht unter Mitwirkung dieser Salze.

Vor allem gewinnen wir aus dieser Reihe das Resultat, dass sich die Zygotenbildung auch durch die Concentrationswirkung der aufnehmbaren Nährlösung herbeiführen lässt. Wir sehen hier aber entsprechend der besseren Ernährung auch die Sporangienbildung eine 20 Mal so grosse Entwickelung erreichen (A 5) als z. B. in der Reihe III (A und B 1—3), ohne dass Zygotenbildung eintritt. Hieraus ergiebt sich schon eine gewisse Unabhängigkeit der Zygotenbildung von dem Grade der Ernährung.

Die Versuche sind aber nicht bis zur völligen Unterdrückung der Sporangienbildung durchgeführt worden, und mir schien es gerade von grösster Bedeutung zu sein, auch durch die Concentration einer Lösung, wie sie der Pilz ungefähr aufzunehmen im Stande ist, die ausschliessliche Zygotenbildung hervorzurufen.

Zu dem Zwecke habe ich hier die folgende Versuchsreihe angeschlossen, in der gleichzeitig die Steigerung durch das Glycerin wiederholt und dessen Einwirkung genauer festgestellt wurde.

Die Steigerung des Glycerins.

Die Versuche dieser Reihe zeigen, wie das Glycerin in der Verdünnung von 3% unter den angegebenen Verhältnissen eine wenn auch langsame Verwendung als C-Quelle für die Entwickelung der Sporangienform von *Sporodinia* finden kann. Mit steigender Concentration nimmt aber diese Entwickelung nicht entsprechend zu, sondern sie hat bei 12% Glyceringehalt bereits fast ganz aufgehört. Setzt man jetzt aber eine bessere C-Quelle — den Traubenzucker — hinzu (Versuch No. 4), so tritt im Laufe der Zeit sogar Zygotenbildung ein. Rechnet man den Gehalt der Lösung an anorganischem N (0,035 g) auf Protein um, so entspricht dieses Gewicht ungefähr der Trockensubstanz der Ernte, sodass also etwa die Hälfte desselben eine Verarbeitung gefunden hat. Es zeigen diese Versuche gleichzeitig, dass auch die anorganischen Stickstoffquellen bei geeigneter Versuchsanstellung von dem Pilz, wenn auch langsam, verwerthet werden können, und dass die Zygotenform auch ohne organischen Stickstoff sich bilden kann.

Wie wenig das Glycerin als Kohlenstoffquelle allein verwerthbar ist, das zeigen die Versuche 15 und 16 im Vergleich zu 5 und 6. Während ohne die Beigabe des Traubenzuckers nur minimale Entwickelung eintritt, konnte der Pilz bei seiner Anwesenheit die Nährstoffquellen des Substrates, wie wir sehen werden, in grossartiger Weise für sich ausnutzen[1]). Das Glycerin ist also erst bei Gegenwart von Traubenzucker für die Ernährung

[1]) Es zeigen diese Versuche, dass nicht einmal verschiedene N-freie C-Verbindungen, selbst wenn sie in ihren Mischungen brauchbar sind, sich beim Aufbau beliebig vertreten können. Während die Untersuchungen von Pfeffer über Election, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1895, Bd. 28, zu dem Resultate führten, dass der Verbrauch gewisser brauchbarer Nahrungsstoffe durch die Anwesenheit anderer mehr oder weniger geschützt werden kann, zeigen diese Versuche, wie ein an sich unbrauchbarer Nährstoff durch die Zugabe eines anderen erst nutzbar gemacht wird. Inwieweit das Glycerin durch Traubenzucker bei grösserer Anwesenheit desselben geschützt werden kann, ist hier nicht näher berücksichtigt worden.

VI. Cultur-Reihe.

Nährlösung: 0,1 Ammon. nitrat., 0,1 Natr. phosphat., 0,1 Kal. chlorid, 0,06 Calc. phosph., 0,04 Magnes. sulfat. — **Gefässe** (ohne Filtrirpapierkappen), **Sterilisation, Aussaat** wie in der vorigen Reihe. — **Datum der Aussaat:** 14. III. 01.

Versuchs-No.	% Zugabe von Glycerin	% Zugabe von Traubenzucker	% Zugabe von Pepton	**Schwamm-Cultur** mit 50 ccm der Nährlösung.	Gewicht der Ernte, lufttrocken gr.	Gesammt-N-gehalt der Ernte in %	Proteingehalt der Ernte in %	Aschegehalt der Ernte in %
1	3%	0	0	**Sp.** Nach 8 Tagen erst sehr vereinzelte Sp., nach 14 Tagen reichliche Sp.-Träger, später nur wenige Sp. wohl ausgebild.	0,146			
2	6%	0	0	**Sp.** Wie 1, nur geringere Entwickelung.	0,09			
3	12%	0	0	**Sp.** Nach 8 Tagen spärliche Entwickelung, später mehrere vereinzelte Sp. wohl ausgebild.	Nicht bestimmbar.			
4	12%	5%	0	**Sp. u. Zg.** Nach 8 Tagen ziemlich reichl. Sp.-Bildung, 8 Tage später auch Zg.-Bildung Entwickelung noch fortdauernd.	0,22	4,40	27,3	
5	12%	0	5%	**Sp.** Sehr geringe Sp.-Entwickelung, steriles Mycel.	Nicht bestimmbar.			
6	12%	5%	5%	**Zg.** Ueppigste, ausschliessliche Zygotenbildung, nach 6 Tagen beginnend.	3,475	4,80	30,0	3,0
7	0	5%	5%	**Sp. u. Zg.** Reichliche Sp., auch Zg.-Bildung, nach 6 Tagen beginnend.	1,346			
8	25%	0	0	**Sp.** Erst nach 14 Tagen vereinzelte Sp. in normaler Ausbildung.	Nicht bestimmbar.			
9	25%	5%	0	**Sp.** Nach 8 Tagen steriles Mycel, später eine Anzahl normaler Sp.	Nicht bestimmbar.			
10	25%	0	5%	**Sp.** Sterile Hautbildung mit vereinzelten abnormen Sp.	Nicht bestimmbar.			
11	25%	5%	5%	Nach 7 Tg. Zg.-Entwickelung beginnend. Reichlichste und üppigste Entwickelung. Mehr als fingerdicke Schicht übereinandergebildeter Zygoten.	4,36	4,30	26,90	
12	50%	0	0	Keine Entwickelung mehr.	0	0	0	
13	50%	5%	0	Keine Entwickelung mehr.	0	0	0	
14	50%	5%	5%	Keine Entwickelung mehr.	0	0	0	

Glycerin und Pepton ohne weitere Zusätze, 30 ccm.

Versuchs-No.	% Zugabe von Glycerin	% Zugabe von Traubenzucker	% Zugabe von Pepton	Schwamm-Cultur	Gewicht der Ernte, lufttrocken gr.	Gesammt-N-gehalt der Ernte in %	Proteingehalt der Ernte in %	Aschegehalt der Ernte in %
15	12%		10%	**Sp.** Geringe Entwickelung.	0,055			
16	25%		10%	**Sp.** Geringe Entwickelung.	0,026			

brauchbar geworden. Gleichzeitig sehen wir durch seine gesteigerte Zugabe die Sporangien- und Zygotenbildung derselben Nährlösung in die alleinige Zygotenbildung übergehen.

In der Vergleichscultur No. 7 erhielt der Pilz gleich grosse Mengen Traubenzucker und Pepton und brachte in seiner Ernte die quantitative Ausnutzung des Traubenzuckers genau zum Ausdruck: $1{,}346 \times 1{,}85 = 2{,}49$ Traubenzucker in der Lösung. In den Versuchen 6 und 11 habe ich nun die Zusammensetzung der Nährlösung so gewählt, wie sie ungefähr dem N- und C-Bedürfnisse der stickstoffarmen Form des Pilzes entspricht und wie sie der Pilz unmittelbar aufnehmen kann; im Versuch 6 gab ich das Glycerin in etwas geringerer, im Versuch 2 in etwas grösserer Menge als es dem Bedürfnisse entsprechen möchte.

Wir schliessen nun aus der Berechnung und nehmen nach Analogie der früheren Ernten auch hier an, dass die Gesammternte dem gesammten Gehalt der Nährlösung an Traubenzucker und Glycerin quantitativ entspricht [1]. Aus der Analyse des Stickstoffes und des Salzgehaltes können wir unter Hinzurechnung eines hypothetischen Wassergehaltes von 10% auf einen Gehalt von 57% an N-freien organischen Stoffen schliessen, und daraus ergeben sich die übrigen Beziehungen, die ich in der folgenden Tabelle zusammengestellt habe.

Versuchs-No.	Verabreichte Nahrungsstoffe	Gesammt-Gehalt in der Nährlösung	% Gehalt	Gesammt-Gehalt in der Ernte	% Gehalt in der Ernte	Verhältniss: Gehalt der Ernte: Gehalt der Nährlösung	In der Ernte enthalten % des Gehalts der Nährlösung
6	**Protein**	2,5 Pepton	5,0	1,04	30	1 : 2,4	42
	Salze (mit Ausnahme derjenigen des Peptons)	0,2	0,4	0,10	3	1 : 2	50
	Wasser	38,80	77,6	0,34	10	1 : 110	
	Stickstofffreie organische C-Verbindungen	8,50	17,00	1,99	57	1 : 4,27	23,4 (u. 76,6 lat.)
	Summa:	50,00	100	3,48	100		
11	**Protein**	2,5 Pepton	5,0	1,17	27	1 : 2,14	46,8
	Salze (mit Ausnahme derjenigen des Peptons)	0,2	0,4	0,13	3	1 : 1,54	65
	Wasser (hypothetisch)	32,3	64,6	0,44	10	1 : 70	
	Stickstofffreie organische Kohlenstoff-Verbindungen	15,0	30	2,62	60	1 : 5,7	17,5 (u. 57,1 lat.)
	Summa:	50,0	100	4,36	100		

[1]) Das Glycerin enthält prozentual fast denselben C- und O-Gehalt wie der Traubenzucker und dürfte diesem, dem quantitativen Effecte nach, ziemlich gleichwerthig sein, sofern es in den Stoffwechsel hereingezogen werden kann. Nach Pfeffer (Ueber Election l. c.) und Kunstmann (Dissert. Leipzig) ist der ökonomische Coefficient des Glycerins geringer als der des Traubenzuckers. Pfeffer hebt selbst hervor, dass sich dies nur auf die bestimmten Pilze und bestimmte Verhältnisse bezieht.

I. Verhältniss vom gegebenen Traubenzucker und Glycerin zur Ernte 1 : 2,43 = Factor zur Berechnung des Traubenzuckers und Glycerins aus der lufttrockenen Ernte bei grösserem Gehalt an N-freier C-Verbindung. (Versuch No. 6.)

Verhältniss vom gegebenen Pepton „Merk" zur Ernte 1:0,544 = Factor zur Berechnung des Peptons „Merk" aus der Ernte. (Versuch No. 8 der Reihe VII bei ähnlichem Versuchsverhältniss.)

II. Durchschnittlicher Proteingehalt der Ernte 28
Salzgehalt 3
Wassergehalt (hypothetisch) 10

III. Gehalt an organischen N-freien C-Verbindungen (hauptsächlich Fett) 59

zusammen 100

IV. a) Verhältniss dieses Gehaltes von 59% Fett in der Ernte zum verbrauchten Traubenzucker und Glycerin . . . 1:4.1

b) Verhältniss des Gehaltes von 28% Protein in der Ernte zum verbrauchten Pepton e Carne Merk (VII. Reihe No. 8) 1:1,8

V. Demnach Verbrauch von Traubenzucker zur Bereitung von 59% Fett (260 Theile Traubenzucker = 100 Theile Fett) . . . 153% = 63% } des Gesammt-Verbrauchs

VI. Bleiben übrig für die Betriebsenergie des Pilzes während der Vegetation . . . . 90% = 37% } des Gesammt-Verbrauchs

VII. Verhältniss des Verbrauchs von Pepton zum Traubenzucker und Glycerin in der Nährlösung[1]) 1:4.8

Aufnehmbares Verhältniss in der Nährlösung für die Gewinnung der stickstoffarmen Form . . . . } 82% Traubenzucker und Glycerin, 18% Pepton e Carne Merk.

Die Stickstoffbestimmungen dieser Reihe bestätigen den Befund der früheren Versuche. Bei überschüssigem Peptongehalt der Lösung haben die lufttrockenen Zygoten einen Proteingehalt von 37—40%, bei einem grösseren Gehalt oder bei Ueberfluss von Kohlehydraten in der Nährlösung 27—30%. Es erscheint also je nach dem im Substrate vorhandenen Verhältniss der Nährstoffe zu einander unser Pilz in einer proteinarmen und einer proteinreichen Form. Welchen Unterschied dieser verschiedene Gehalt an Protein in der Ernte für das Verhältniss des Nährstoffverbrauches ausmacht, das dürfte aus den obigen Zusammenstellungen (und Seite 262) hervorgehen, wenngleich die so hergeleiteten Zahlen einen Anspruch auf absolute Genauigkeit nicht erheben können. Während der Pilz hiernach zur Erzeugung der stickstoffreichen Form den Traubenzucker oder eine andere gleichwerthige C-Verbindung im Verhältniss von etwa 1,8:1 Pepton gebraucht, sind für die Ausbildung der stickstoffarmen Form 2,6 Mal so viele Kohlehydrate noth-

[1]) 243 Th. Traubenzucker der Nährlösung = 28 Th. Protein der Ernte; diese entsprechen (VII. Reihe No. 8) — 28 · 1,8 — 50,4 des käuflichen Pepton e Carne Merk, demnach Verbrauchsverhältniss von Pepton : Traubenzucker 1:4,8.

wendig; das Verhältniss ist dann 4,8:1 Pepton. Der Pilz ist durch das **Zusammenwirken dieser zwei Formen im Stande, seine beiden hauptsächlichsten Nahrungsstoffe, die N-freien organischen C-Verbindungen und die organischen N.-Verbindungen in allen Verhältnissen quantitativ aufzunehmen, die etwa zwischen 1:2 und 1:5 gelegen sind**[1]).

Die verschiedene procent. Zusammensetzung der N-reichen (Protein 42, Fett 45) und N.-armen (Protein 28, Fett 59) Form rechtfertigt nicht den so verschiedenen Verbrauch, wenn nur die Kohlehydrate als Kraftquellen für die Lebensenergie in gleicher Weise herangezogen wurden. Trotzdem in beiden Formen das Verhältniss der N.-freien C-Verbindungen in der Ernte zu den verbrauchten C-Quellen von 1:4,1 bestehen bleibt, ist in der stickstoffarmen Form, wie auch die Condensation des Traubenzuckers zu Fett etc. verlaufen mag, ein grösserer Ueberschuss für die Betriebsenergie (90%) als in der stickstoffreichen Form (68%) übrig geblieben. Bei überschüssigen Kohlehydraten wird die nöthige Energie gewiss nur aus der Zersetzung dieser gewonnen werden, und der Factor 1,8 giebt daher an, in welcher Menge wir das Pepton Merk als Protein-Baustoff in den Ernten wiederfinden. Wird nachweislich mehr Pepton verbraucht, als sich hiernach aus dem Analysenbefund der Ernte berechnen lässt, so ist anzunehmen, dass dieses Pepton auch als Energiequelle benutzt wurde, zumal wenn die Kohlehydrate mangeln. Aus den vorliegenden Befunden ist dies wahrscheinlich gemacht, doch keinesfalls bewiesen. Hierfür sind die Restbestimmungen in den zurückgebliebenen Nährlösungen und genaue Bestimmungen der CO^2 im Respirationsapparate erforderlich, welche ich später nachzuholen hoffe.

	Der Nährlösung entnommen		Gehalt in der Ernte umgerechnet		Mehrverbrauch (Energie)	
	N-reiche Form	N-arme Form	N-reiche Form	N-arme Form	N-reiche Form	N-arme Form
Pepton	100 (?)	54	75	54	22 (?)	0
Traubenzucker	185	243	117	153	68	90
Summa:	285	297	192	207	90	90

Sind diese Peptonzahlen der stickstoffreichen Form, welche nur von einem Versuche abgeleitet sind (V, No. 6) und die übrigen Voraussetzungen richtig, so sehen wir aus der obenstehenden Zusammenstellung, dass etwa gleiche Theile Pepton und Traubenzucker als Kraftquellen gleichwerthig sind und sich vertreten können, was den isodynamischen Werthen ziemlich entsprechen würde.

Jedenfalls wird die Ersetzlichkeit der verschiedenen Nahrungsstoffe untereinander auch bei diesen Pilzen gewiss keine absolut beschränkte sein; sie dürfte sich, soweit es sich um ihren Verbrauch für die Lebensenergie handelt, genau so verhalten, wie bei den thierischen Organismen und der scheinbare Unterschied nur darin bestehen, dass bei den letzteren die Nährstoffe vorzugsweise als Kraftquellen Verwendung finden.

In diesen Versuchen (6 und 11) erreicht die Zygotenbildung fast den Höhepunkt ihrer qualitativen und quantitativen Entwickelung, und wir ersehen

[1]) Es können sich hiernach in allen Nährlösungen, deren Verhältniss von N-haltigem und N-freiem Nahrungsstoff zwischen diesen Werthen gelegen ist, zum Theil Zygoten in stickstoffarmer, zum Theil in stickstoffreicher Form ausbilden. Die chemische Analyse ergiebt dann einen mittleren Gehalt, der nicht zu dem Schlusse berechtigt, dass auch mittlere Verhältnisse aufnehmbar seien, wenngleich dies sehr wohl möglich wäre.

daraus, dass die Concentration der aufnehmbaren Nährlösung noch bedeutsamer ist, als diejenige, welche ausserhalb derselben in der Lösung wirksam ist. Die höchste Entwickelung zeigt uns der Versuch No. 11, woselbst der Gehalt an N-freien organischen C-Verbindungen das Bedürfniss überschreitet, sodass wir hier zunächst keine Abhängigkeit der Ernte von irgend einem der Nährstoffe auffinden. In 50 ccm dieser Lösung wurden fast 5 g Trockensubstanz geerntet, das ist der zehnte Theil des gesammten Lösungsgewichtes, und mit Hinzurechnung der latenten in der Trockensubstanz durch die Wägung nicht zum Ausdruck kommenden C-Verbindungen, die wir mit Hülfe der soeben gewonnenen Zahl 2,43 berechnen können, 67% des gesammten Nährstoffgehaltes der Lösung.

Hier wurde also die mächtige Entwickelung eines mehr als fingerdicken Filzes zusammenhängender Zygotenträger auf der Oberfläche des Schwammes durch die Concentration der aufnehmbaren Nährlösung erreicht, und ich kann an diesem Versuche zugleich zeigen, dass der Pilz hiernach im Stande sein muss, die Nährlösung in einer sehr hohen Concentration der gelösten Nährstoffe quantitativ aufzunehmen und in seiner kurzen Entwickelungszeit in der Zygotenform aufzuspeichern, eine Functionsweise, die wohl von keinem anderen pflanzlichen Organismus in gleichem Grade getheilt werden dürfte.

Ich musste mich zunächst fragen, da keiner der gegebenen Nährstoffe zur vollständigen Ausnutzung gelangt sein konnte, von welchem anderen Factor hier das Mass seiner Entwickelung abhängig war. Es zeigt sich, dass gleichwohl auch hier die Abhängigkeit von einem Nährstoff für die Quantität der Entwickelung in Betracht zu ziehen ist, nämlich von der Menge des vorhandenen Wassers, wie wir das schon in der ersten, künstlichen Reihe III C. auf dem Brote vermuthet haben. Wir sehen nun aus der Tabelle, dass der Pilz 32,3 g Wasser, rund 64% zur Verfügung hatte; wir können weiter berechnen, dass von den 35,4% der zugesetzten Nährstoffe verbraucht wurden:

21% der organischen C-Verbindungen,
2,3% des Peptons,
0,2% der Salze,

zusammen 23,5%.

Es würden also noch 12% der Nährstoffe, vorzugsweise Glycerin, in der Nährlösung zurückbleiben. Sobald die letztere 40% Glycerin enthält, kann der Pilz keine Fructificationsorgane mehr ausbilden. Wir können daher annehmen, dass die 12% der Nährstoffe mindestens 12% Wasser so fest halten, dass es der Pilz der Lösung nicht mehr entziehen kann. Es bleiben ihm dann noch 52% Wasser übrig. Mit Hülfe dieser 52% Wasser hat der Pilz 23,5% der Nährsalze aufgenommen. Das heisst aber nichts anderes, als dass das Zygotenmycel von *Sporodinia* die Nährsalze: den Traubenzucker, das Glycerin, Pepton und die anorganischen Salze, in einer Concentration von 31,1% hat aufnehmen können. Hieraus geht auch weiter hervor, dass der Pilz die Lösung in nahezu so hoher Concentration von Anfang an

aufgenommen hat, und dass sein Mycelium die Fähigkeit besitzen muss, sich für die Aufnahme so concentrirter Nährlösungen direct einzustellen. Hätte er sie zunächst in grösserer Verdünnung aufgenommen, dann würde die Lösung in kurzer Zeit so concentrirt worden sein, dass alsbald sein Wachsthum beeinträchtigt worden wäre. Der Pilz hat die gelösten Nahrungsstoffe nicht ganz ausnutzen können, und wir sehen ihn hier auf dem in diesen Versuchen erreichten Höhepunkt seiner quantitativen Entwickelung angelangt, indem er eine etwa 31% Nährlösung direct aufnimmt, soweit das Wasser zureicht[1]).

Aus der Tabelle ist gleichfalls ersichtlich, dass in den Versuchen 6, 7 und 11 ebensowenig wie bei der Concentrationssteigerung ausserhalb der aufnehmbaren Nährflüssigkeit wirkender Nährstoffe eine wesentliche, zeitliche Verzögerung des Auftretens der Fructification zu verzeichnen ist. In allen Fällen ist sie entsprechend dem grösseren Volumen der Nährlösung später aufgetreten als in den Culturen, welche nur 25 ccm der Nährflüssigkeit enthalten.

Da wir nun innerhalb weiter Concentrationsgrenzen der löslichen Nährstoffe, fast soweit der Pilz überhaupt seine Fructificationsorgane ausbilden kann, weder eine wesentliche zeitliche noch eine quantitative Verminderung der Entwickelung desselben wahrnehmen konnten, müssen wir daraus schliessen, dass seine Mycelien von der störenden Einwirkung der Concentration löslicher Nährsubstanzen, sofern sie nicht, wie wir später noch sehen werden, eine giftige Nebenwirkung besitzen, in sehr hohem Grade unabhängig sind, und dass es für ihn ein Concentrationsoptimum nur in soweit giebt, als dasselbe mit dem Nährstoffoptimum zusammenfällt.

Wenn wir nun das Verhältniss der beiden Fruchtformen mit Rücksicht auf die Concentration betrachten, so sahen wir bisher, dass dasselbe nicht eigentlich von der Quantität der aufnehmbaren Nährlösung und somit von der Quantität der einzelnen Nährstoffe, sondern in allen Fällen sich als abhängig erwies von der Concentration in der Nährlösung, gleichgültig, welche Qualität und welches Verhältniss die gelösten Nährstoffe zu einander besitzen.

Die Concentrations-Wirkung gelöster Nahrungsstoffe bedingt das Auftreten der beiderlei Fruchtformen, obwohl sie im Uebrigen die Entwickelung des Pilzes weniger beeinflusst als bei anderen pflanzlichen Organismen. Wir werden später sehen, wie das zusammenhängt.

Da mit zunehmender Annäherung des Verhältnisses der einzelnen gelösten Nährstoffe an die Zusammensetzung der aufnehmbaren Nährlösung die Zygoten-

[1]) Die grösstmögliche Entwickelung müsste der Pilz hiernach in einer Lösung erreichen, welche über 30% der Nährstoffe, wie sie grade aufnehmbar sind, enthält. Das liess sich aber nicht quantitativ ausführen, offenbar weil das Pepton e Carne mit seinen Salzen, bei so hoher Concentration entwickelungshemmend wirkt. Siehe später über die Wirkung der Salze.

bildung ihren höchsten quantitativen Werth erreicht, so erschien es mir nothwendig, bevor ich weiter auf das Wesen der Concentrationswirkung eingehe, zu untersuchen, in wieweit bei genügender Concentration der Lösung die Zygotenbildung von dem Verhältniss der Nährstoffe zu einander abhängig ist, oder mit anderen Worten, bei welcher geringsten Quantität eines nothwendigen Nährstoffes sie noch eintreten kann.

Bereits in der ersten künstlichen Versuchsreihe (III A.) sehen wir, dass bei einem Concentrationswerth von 20—50% Traubenzucker in der Nährlösung 0,2% Pepton zur Zygotenbildung genügt.

In den späteren Versuchen (VI, 7) tritt aber schon bei 5% Traubenzucker-Concentration mit Sicherheit Zygotenbildung ein, wenn grössere Peptonmengen vorhanden sind. Hieraus ergeben sich gewisse Beziehungen zwischen der in der Lösung vorhandenen Concentration und dem Verhältniss der Nährstoffe zu einander. In der nächsten Versuchsreihe soll daher geprüft werden, ob bei genügender Concentration einer Nährlösung, welche alle anderen Nahrungsstoffe mit Ausnahme der stickstoffhaltigen enthält, durch die allmählich gesteigerte Zugabe des Peptons ebenfalls der Uebergang der Sporangien zur Zygotenbildung herbeizuführen ist.

Ich konnte mich zu diesem Zwecke nur des Peptons bedienen, weil die übrigen Nährstoffe stickstofffrei erhältlich sind, während das Pepton nicht rein zu beziehen ist.

Die Nährstoffsteigerung des Peptons.

Diese Versuchsreihe zeigt, dass es in der That gelingt, auch durch die Steigerung kleinster Mengen eines nothwendigen Nährstoffes bei genügendem osmotischen Druck der Nährlösung den Uebergang von der Sporangien- zur Zygotenfruchtform herbeizuführen. Das zeitliche Auftreten der Fructification und die Beendigung der vollkommenen Ausnutzung des Substrates vollzog sich auch hier in ziemlich gleichen Zeiträumen, nur in den sehr wenig Pepton enthaltenden Lösungen entstanden die Fruchtträger bedeutend später als in den übrigen Versuchen. Es beweist dies, dass der Pilz in fast derselben Entwickelungszeit eine 300 Mal so grosse Entwickelung erreichen kann, wenn die Nährlösung eine ebensoviel Mal grössere aufnehmbare Nährstoffmischung enthält. Alle anderen Nährstoffe sind in dem Maasse unaufnehmbar, als sie das aufnehmbare Verhältniss der nothwendigen Nährstoffe zu einander überschreiten. (Siehe Ausnutzung der Nährstoffe in der letzten Rubrik der Tabelle.) Somit ist die in bestimmten Zeiträumen aufnehmbare Nährstoffmenge abhängig von dem Prozent-Gehalt des in verhältnissmässig geringster Menge vorhandenen nothwendigen Nahrungsstoffes. Hieraus lässt sich für unseren von der Concentration in sehr weiten Grenzen unbeeinflussten Pilz folgende Regel ableiten:

> Die Aufnahme gleicher Mengen eines nothwendigen gelösten Nährstoffes dauert um so länger, je geringer diese Menge ist im Verhältniss zu den übrigen nothwendigen Nährstoffen; daraus folgt:

VII. Cultur-Reihe.

Nährlösung: Na^2HPO^4 0,25, KCl 0,25, $MgSO^4$ 0,125, Dextrose 20,0 Aq. dest. ad 100,0; Schwamm-Cultur mit 40 ccm der Lösung. —

Aussaat: 30. V. 01.

Versuchs-No.	Stickstoffgehalt der Nährlösung		Alle Nährstoffe der Nährlösung. Absolute Menge	Fruchtform des Pilzes	Gesammt-Ernte, lufttrocken, erhalten aus Schwammgewicht u. Ernte — Schwammgewicht	Peptongehalt der Lösung : Proteingehalt der Ernte	Gesammt-Ernte besteht aus:				Vegetations-Mycel besteht aus:				Ausnutzung der Nährstoffe der Nährlösung durch die Ernte in %
							Zygoten		vegetativem Mycel		eigentlichem Mycel		Substrat-Haut		
	Pepton in %	Pepton absolute Menge					absolut. Gew.	%	absolut. Gew.	%	absolut. Gew.	%	absolut. Gew.	%	
1.	0	0	8,25	Kaum wägbare Entwickelung, einzelne Sp.	0,010	x : 1									0,12
2.	0,005	0,002	8,252	Sporangien (sehr geringe Entwickelung)	(0,015 — 0,01) 0,005	1 : 2,5									0,18
3.	0.05	0,02	8,27	Sporangien	(0,05 — 0,01) 0,040	1 : 2									0.60
4.	0,1	0,04	8,29	Meist Zygoten, einzelne Sp.	(0,099 — 0,01) 0,089	1 : 2,45	0,044	50	0,045	50					1,2
5.	0,25	0,1	8,35	Zygoten			0,1815								
6.	0,5	0,2	8,45	Zygoten (Hautbildung)	0,406	1 : 2,03	0,311	76	0,095	24					4,9
7.	2,0	0,8	9,05	Zygoten (Hautbildung)	1,409	1 : 1,76	1,00	71	0,409	29	0,009	2	0,400	98	15,2
8.	4,0	1,6	9,85	Zygoten (Hautbildung)	2,938	1 : 1,82	2,00	70	0,938	30	0,09	10	0,848	90	30,0

Je **mehr** aufnehmbare Moleküle in einem bestimmten Lösungs-Volumen vorhanden sind, um so **mehr** können durch dieselbe Anziehungskraft (Zygotenmycel) in bestimmten Zeiträumen aufgenommen werden.

Da der Pilz nun in den Versuchen 1—3 keine Zygoten auszubilden vermochte, so beweist das eine gewisse Abhängigkeit der Zygotenbildung von der in der Zeiteinheit aufnehmbaren Nährstoffmenge. Diese Abhängigkeit ist jedoch so gering, dass schon fast ausschliesslich Zygoten gebildet werden in einer 0,1% Peptonlösung, die in der ganzen Entwickelungsperiode des Pilzes nur eine Nährstoffaufnahme gestattet, die dem Erntegewicht von 0,089 entspricht. Es ist dies jedoch nicht der geringste Werth, bei dem noch Zygotenbildung stattfinden kann; mit steigender Concentration der Nährlösung würde sich ihre Bildung vielleicht bei noch geringerem Peptongehalt erreichen lassen.

Die Versuche beweisen daher die sehr geringe Abhängigkeit der Zygotenbildung von der Quantität eines nothwendigen Nährstoffes, oder besser ausgedrückt, von der Quantität der in der Zeiteinheit aufnehmbaren Nährstoffmischung. Immerhin sehen wir, dass **jeder nothwendige Nährstoff dazu geeignet ist, in zweifacher Eigenschaft die Zygotenbildung zu beeinflussen: 1. durch seine Concentrations- und 2. durch seine Nährstoffwirkung.** Körper dagegen, die als Nährstoffquelle nicht in Betracht kommen, können nur durch die Erhöhung der Concentration in der Nährlösung wirksam sein. (Anorganische Salze!)

Das Erntegewicht steigt in den Versuchen proportional der zugesetzten Peptonmenge, und wir können hier wieder constatiren, dass der Pilz das zugesetzte Pepton in allen Fällen quantitativ der Nährlösung entzieht. Das Verhältniss zwischen der verabreichten Peptonmenge und dem Trockengewicht ist kein ganz constantes[1]). Man wird aber keinen allzu grossen Fehler begehen, wenn man zur Ermittelung des Peptongehaltes (Merk) der Nährlösung bei überschüssigem Gehalte derselben an N-freien C-Verbindungen die Gesammternte (Zygoten) mit dem Factor 0,55 und zur Ermittelung des Erntegewichtes den Peptongehalt mit dem Factor 1,85 multiplicirt. Ich behalte mir aber vor, über diese quantitativen Verhältnisse, unter Berücksichtigung der in den Lösungen zurückgebliebenen Nährstoffmengen, noch genauere Untersuchungen anzustellen; für die Beurtheilung der physiologischen Leistung des *Sporodinia*-Mycels und der Zygotenfruchtform mögen die gegebenen Verhältnisse ausreichend sein.

Während ich in den früheren Reihen die Pilzernte mit der eventuell gebildeten Haut von dem Schwamme abhob, an der Luft trocknete und wog, wurden bei diesen Versuchen die verwendeten lufttrockenen Schwämme vorher, und pilzbewachsen nach der Ernte gewogen.

Nachdem die Entwickelung beendet war, wurden sie mit der Pilzvegetation aus der Nährlösung herausgenommen und in grössere Gefässe mit reinem

[1]) Bei geringen Erntemengen ergeben kleine Versuchsfehler grosse Abweichungen.

Wasser hineingebracht. Sie schwimmen auf der Flüssigkeit und werden, wenn das Wasser einige Male gewechselt wird, vollständig ausgewaschen. Dann wurden die Schwämme selbst mit den Fingern vorsichtig und möglichst vollständig ausgedrückt und auf Fliesspapier an warmen, luftigen Orten vollkommen ausgetrocknet. Nach etwa einer Woche wurden sie gewogen und durch Subtraction des ursprünglichen Schwammgewichts die Gesammternte festgestellt. Dann wurden, soweit beides vorhanden war, die Zygoten sowohl wie die Haut vom Schwamme abgetrennt und gesondert gewogen. So erhalten wir in der Tabelle gleichzeitig einen Einblick in das quantitative Verhältniss zwischen den vegetativen und den fructificativen Theilen des Pilzes, von dem bereits im ersten Theile der Arbeit die Rede war.

Erst im Versuch 7, wenn die Nährlösung etwa 4% aufnehmbare Nährstoffe enthält, wird eine Mycelhaut ausgebildet. Sie macht 30% des Trockengewichtes der Ernte aus und beweist, wie grosse Nährstoffmengen sie jetzt noch aufgespeichert enthält; dagegen entzieht sich das ins Substrat eingedrungene Mycel, welches die Hauptarbeit der Nährstoffentnahme geleistet hat, fast vollständig der gewichtsanalytischen Feststellung, da es seine Nährstoffe ganz entleert. Die Zahlen hierfür sind ungenau, da die Schwämme kein so constantes Gewicht behalten.

Die Fähigkeit von *Sporodinia,* den gesammten löslichen organischen Stickstoff dem Substrate zu entziehen, wird sicherlich von allen anderen Zygomyceten, die eine ebenso schnelle und gewaltige Entwickelung ihrer Mycelien und Fruchtformen zeigen, getheilt. Die besondere Fundstelle und ein Sammelplatz für diese Pilze sind aber die thierischen Excremente, und man wird selten einen Mist finden, auf dem sich nicht schon im Verlaufe einiger Tage, wenn man ihn mit einer Glasglocke bedeckt stehen lässt, eine ganze Flora der üppigsten Mucorineen-Vegetation [1]) vorfindet. Da es selbstverständlich ist, dass sich diese mistbewohnenden Formen den im Miste vorhandenen Nahrungsstoffen auf das vollkommenste angepasst haben, so dürfte die Feststellung, dass ein Pilz wie *Sporodinia* im Stande ist, in seiner kurzen Vegetationszeit den gesammten aufnehmbaren Nährstoffgehalt dem Substrate zu entziehen und in seinen Fortpflanzungsorganen in unlöslicher concentrirter und zumeist unzerstörbarer Form aufzuspeichern, besonders für die Landwirthschaft von grösserem Interesse sein; denn alle von den Pilzen aufgenommenen Nährstoffe — besonders kommt der Stickstoff in Betracht — dürften für die Ernährung der grünen Pflanzen wenn nicht ganz, so doch zum grössten Theile verloren sein. (N-Verlust durch Eiweissbildung.)

Die Untersuchungen ergeben gleichzeitig, dass der Verlust an Stickstoff um so grösser sein muss, je mehr Kohlehydrate oder andere verwerthbare

[1]) Was die am schnellsten wachsenden Mucorineen nicht verwerthen können und übrig lassen (ungelöste Nährstoffe), das wird meines Erachtens von der hinterher erscheinenden Asco- und Basidiomyceten-Vegetation aufgezehrt. Die weissen Mycelien, welche man auf den Aeckern, grössere Mistklumpen verklebend, oft antrifft, gehören zumeist den coprophilen Basidiomyceten an.

N-freie C-Verbindungen in ihm enthalten sind. Da diejenige Behandlung des Düngers, welche die Entwickelung der Pilze beeinträchtigt, nicht zugleich das Fortkommen solcher Bacterien schädigen dürfte, welche in ähnlicher Weise den Stickstoff schnell verbrauchen und festlegen können, so würde die nach dieser Richtung hin wirksamste Behandlung des Stalldüngers darnach zu streben haben, denselben von den verwerthbaren N-freien C-Verbindungen, die als Nährstoffe für die grünen Pflanzen kaum in Betracht kommen, möglichst zu befreien. Doch müsste vorher festgestellt werden, in wieweit dadurch die nitrificirenden Organismen beeinträchtigt und diejenigen begünstigt werden, welche die Stickstoffverbindungen allein verwerthen oder zerstören können.

Auf diese Richtung meiner Betrachtungen bin ich durch Herrn Professor Dr. Pfeiffer, Director des agriculturchemischen Institutes der hiesigen Universität, aufmerksam gemacht worden, dem ich zu besonderem Danke auch dadurch verpflichtet bin, dass er mir gestattete, die Stickstoffbestimmungen meiner Pilzernten in seinem hierfür besonders ausgiebig eingerichteten Laboratorium auszuführen.

Bevor ich dazu übergehe, die gewonnenen Resultate im Zusammenhange zu besprechen und das gemeinsame zygotenfördernde Princip darin zu erkennen, habe ich noch zur Erweiterung unserer Erfahrungen die Herbeiführung der Zygotenbildung durch das Concentrationsprincip auf jedem anderen etwa möglichen Wege versucht. Wir sahen, dass die Zygotenbildung herbeigeführt werden kann:

1. durch die Concentration der aufnehmbaren Nährlösung zu ihrem höchsten quantitativen Werthe,
2. durch die Concentrationswirkung eines der nothwendigen Nahrungsstoffe:
   a) des Traubenzuckers, welcher zugleich für die Ernährung des Pilzes eine ausserordentlich günstige C-quelle darstellt,
   b) des Glycerins, welches als alleinige C-quelle eine nennenswerthe Entwickelung beider Fortpflanzungsformen nicht gestattet (wohl aber nach Zusatz von Traubenzucker).

      Hieran anschliessend will ich einiger Versuche Erwähnung thun, die mit Rohrzucker und Milchzucker in derselben Weise wie beim Traubenzucker angestellt wurden (III. Cultur-Reihe). Diese Körper erwiesen sich als alleinige C-quellen für beide Formen viel weniger geeignet als der Traubenzucker. Vom Rohrzucker gehörte fast die doppelte Concentration dazu, um etwa denselben die Zygotenbildung herbeiführenden Concentrationswerth zu erhalten. Der Milchzucker lässt unter denselben Versuchsbedingungen eine Steigerung nicht zu, weil er auscrystallisirt, bevor die Lösung die richtige Concentration erreicht hat. Unter anderen Versuchsbedingungen gelingt es natürlich auch mit seiner Hülfe, wie ich das später noch zeigen werde, die Zygotenbildung zu erreichen.
   c) des Peptons, welches für die Befriedigung seines N-Bedürfnisses gleichzeitig den besten bekannten Nährstoff des Pilzes darstellt.

Genau so wie bei den N-freien C-quellen lässt sich auch durch andere N-haltige organische Körper die Zygotenbildung herbeiführen, wie z. B. durch das Asparagin. Hiermit verhält es sich aber ähnlich, wie ich es beim Milchzucker angab.

Es bleibt nur noch übrig, die Zygotenfruchtform analog dem Glycerin durch einen stickstoffhaltigen Körper herbeizuführen, der als alleinige N-Quelle ebensowenig eine ausgiebige Verwendung finden kann, wie das Glycerin als alleinige C-Quelle.

Hierzu erwies sich die Gelatine als geeignet, die noch die besondere Fähigkeit besitzt, grosse Mengen Wasser aufzunehmen, ohne den festen Aggregatzustand zu verlieren, und die desshalb für die Culturmethodik eine grössere Bedeutung erlangt hat.

Die Gelatinesteigerung.

Die Anordnung und das Resultat dieser Versuche ergiebt die folgende Tabelle VIII A und B.

VIII. Cultur-Reihe

A. Reinste Gelatine des Handels in kaltem Wasser ausgewässert, mit reiner Traubenzuckerlösung versetzt und sterilisirt.

No.	In Wasser gequollene Gelatine (einschliesslich des Wassers)	ccm 30 % Traubenzuckerlösung	Fruchtform des Pilzes	Trockengewicht der Ernte
1.	25	15	Sp. minimale Entwickelung.	Nicht wägbar.
2.	30	10	Sp. minimale Entwickelung.	0,06
3.	35	5	Sp. minimale Entwickelung.	0,05

B. Nährlösung: NH^4NO^3 0.1, Na^2HPO^4 0.1, KCl 0.06, $CaHPO^4$ 0.06, $MgSO^4$ 0.04, Dextrose 5,0, Pepton 2,0, Aq. dest. ad 100.0. — Die abgewogenen Mengen der Gelatine wurden in dem Culturgefässe mit der entsprechenden Nährlösung übergossen und wiederholt im Dampftopfe bei 100° sterilisirt. — **Dat. der Aussaat:** 1. III. 01.

No.	Nährlösung gr	Gelatine gr	% Gehalt an Gelatine	Fruchtform des Pilzes	Gewicht der Ernte, lufttrocken (ohne Haut)	Protein-Gehalt der Ernte
1.	23.75	1,25	5	Sp.	0.234	
2.	22.5	2,5	10	Sp.	0,360	38,3
3.	20	5	20	Sp.	0.285	
4.	17,5	7.5	30	Sp.	0,285	46,2
5.	15	10	40	Zg.	0.295	43.7
6.	12.5	12.5	50	Zg.	0.200	46,2
7.	10	15	60	Sp. mehrere Tage später gebildet.	0,023	
8.	7.5	17,5	70	Feiner gelblichweisser Mycelüberzug. Keine fructificative Entwickelung mehr.	0	

Die Versuche zeigen, dass auch durch den genügend gesteigerten Zusatz von Gelatine der Uebergang von der Sporangien- zur Zygotenbildung herbeigeführt werden kann. Wir gewinnen hier aber das neue Resultat, dass die Letztere innerhalb gewisser Concentrationsgrenzen, zwischen 40—50% Gelatinezusatz, auftritt, und dass oberhalb dieser Grenze nochmals die Sporangienbildung einsetzt. Es erscheint hier die Zygotenform der allgemeinen Sporangienbildung gleichsam eingeschaltet. Prüfen wir daraufhin die zeitliche und quantitative Entwickelung, so finden wir die bei einem Gelatinegehalt von 60% eintretende Sporangienbildung gleichbedeutend mit einer erheblichen Entwickelungshemmung unseres Pilzes.

Wenn wir das in der ganzen Entwickelungsperiode gewonnene Erntegewicht von 0,023 Gramm mit dem entsprechenden Resultate vergleichen, welches bei der Nährstoffsteigerung des Peptons Seite 273 gewonnen wurde, so können wir hieraus schliessen, dass die Verhinderung der Zygotenbildung auch hier eintrat, weil die in die Zeiteinheit aufnehmbare Nährstoffmenge zu gering geworden war.

Auch die übrigen Erntezahlen beweisen, dass hier in allen Fällen eine quantitative Entwickelung nicht eingetreten ist. Es hängt dies offenbar damit zusammen, dass der Pilz in die harten Gelatinemassen nicht tiefer einzudringen vermag, wie ich das bereits selbst bei geringem Prozent-Gehalt an Gelatine auf Seite 251 gezeigt habe. Eine weiche Nährgelatine wird von den Pilzfäden stark verflüssigt, wie es das Bild Figur 3 Tafel IX deutlich erkennen lässt; sie besitzen also peptonisirende Fermente, die es ihnen ermöglichen, selbst noch auf 60% Gelatine zu gedeihen; doch ist die Nahrungsaufnahme alsdann, wie wir sahen, so erschwert, dass nur noch Sporangien gebildet werden können. Bei einem Gehalt von 70% Gelatine findet noch eine langsame Ausbreitung der Mycelien auf der Oberfläche, aber keine fructificative Entwickelung mehr statt.

Die Versuche der Anordnung A zeigen, dass die Gelatine als alleinige N-Quelle eine nennenswerthe Verwendung nicht finden kann, selbst wenn Traubenzucker in grösseren Mengen gegeben wurde.

Die Analyse der geernteten Fruchtformen bei der Versuchsanstellung B beweist, dass der Pilz die N-haltigen Nahrungsstoffe im Ueberschuss besass und dass er hier wahrscheinlich auch die Gelatine mit verwerthet hat (wie beim Glycerin).

Bevor ich die Prüfung der Nährstoffe verlasse, will ich noch einiger Versuche Erwähnung thun, die für die weitere Beurtheilung der encymatischen Fähigkeiten von *Sporodinia* nicht unwesentlich sind und das Bild von der Aufnahmefähigkeit des Myceliums für die Nahrungsstoffe vervollständigen [1]). Viel verbreiteter als die gelösten Nährstoffe sind in der Natur die unlöslichen sogenannten Reservestoffe, und unter diesen am wichtigsten ist die Stärke.

[1]) Auch desshalb, um den Werth so wichtiger Substrate, wie des Brotes, für die Cultur des Pilzes richtig beurtheilen zu können.

Schon die ersten Versuchsreihen Seite 248 belehrten mich darüber, dass unser Pilz auf solchen natürlichen Substraten, welche die Nährstoffe in unlöslicher Form enthalten (Stärke, Oel und Reservecellulose), nur kümmerlich fortkommt und dass Zygoten nicht darauf gebildet werden.

Ich verwendete reine Weizenstärke, mit derselben anorganischen Nährlösung vermischt, die bei der Prüfung des Glycerins gebraucht wurde, mit und ohne Peptonzugabe. Da alle diese Versuche ein negatives Resultat ergaben, so will ich sie hier nur generell erwähnen.

Die Stärke wurde in den Versuchsreihen in einem Prozent-Gehalt von 5, 10, 15, 20%, die zuckerfreie Nährlösung verdünnt und concentrirt, mit und ohne Peptonzuzatz, angewendet.

Die Zubereitung der Stärke und das Resultat der Versuchsreihen war das Folgende:

1. Unverkleistert; es trat nur sehr geringe Entwickelung ein.
2. Verkleistert bei 60—70°; dasselbe.
3. Verkleistert, bei 100° längere Zeit gekocht; dasselbe.
4. Nach Zusatz von verdünnter Salzsäure längere Zeit gekocht. In der dünnflüssigen Masse die freie HCl durch NH^3 neutralisirt und die Lösung mit den anorganischen Nährsalzen versetzt;
   a) ohne Peptonzusatz reichliche Sporangienbildung,
   b) mit Peptonzusatz Sporangien- und auch Zygotenbildung.
5. Schliessen sich hier die Versuche der Glycerinreihe auf Seite 263 an, welche ergeben, dass der Stärkekleister in einer Lösung, welche alle übrigen Nahrungsstoffe enthält, auch dann nicht in erheblichen Mengen aufgenommen werden kann, wenn Traubenzucker zugesetzt wird, wie das beim Glycerin der Fall ist.

Schliesslich habe ich noch einen stickstoffreichen, unlöslichen, organischen Nährstoff geprüft, das Casein. Dasselbe wurde von Merk bezogen und mit 6% Traubenzuckerlösung zu einem Brei angerührt, darauf sterilisirt und geimpft. Erst nach 14 Tagen trat Sporangienbildung ein, die im Laufe der Zeit reichlicher wurde. Jedenfalls zeigt der Versuch, dass das unlösliche Casein als alleinige N-quelle eine entsprechend üppige Entwickelung nicht gestattet. Diejenigen Nährstoffe, welche speciell in den Pilzen vorkommen sollen, wie z. B. Glycogen, Trehalose, Chitin und die sogenannten Pilzcellulosen, standen mir nicht in genügenden Mengen zur Verfügung. Soweit diese Körper löslich sind, dürften sie für die Ernährung nicht besser geeignet sein, wie der Traubenzucker und das Pepton; soweit sie unlöslich sind, würde hier die Frage interessiren, ob sie der Pilz mit Hülfe seiner proteolytischen Fermente auflösen und verwenden kann.

Die bezüglich der Ernährung und Concentrationswirkung bisher gewonnenen Resultate lassen sich nun für die Cultur des Pilzes auf den gewöhnlich benutzten natürlichen Cultursubstraten verwerthen, und es lässt sich zeigen, wie je nach ihrer Beschaffenheit und Zubereitung bald die eine, bald die andere Fruchtform unseres Pilzes erhalten werden kann.

4. Der Einfluss der verschiedenen Behandlung natürlicher Cultursubstrate.

Zur Verwendung gelangten Brot und getrocknete Pilzfruchtkörper; ihre verschiedene Zubereitung und die erhaltenen Resultate sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

Den grössten Einfluss hat der Wasserzusatz und die dadurch bewirkte Verdünnung der in den Substraten gelösten Nährstoffe. Durch genügenden Wasserzusatz kann man auf jedem Substrate, das nur Zygotenbildung gestattet, ausschliessliche Sporangienbildung herbeiführen. Es ist dabei zu beachten, dass man die Verdünnung nicht wie in No. 10 ausführt und dabei dem Substrate seine gelösten Stoffe entzieht. Giebt man nun bei einer Verdünnung, die nur noch Sporangienbildung gestattet, statt des Wassers genügend concentrirte Lösungen beliebiger, ungiftiger Substanzen hinzu, so lässt sich wieder alleinige Zygotenbildung erzeugen. Hierfür ist das Brot desshalb besonders brauchbar, weil es über das 25fache seines Trockengewichtes an Wasser aufzunehmen vermag.

Das Brot ist für die Cultur unseres Pilzes um so mehr geeignet, je grössere Mengen löslicher Nährstoffe es enthält. Da auf Mehl oder Stärke, auch nach Zusatz zuckerfreier peptonhaltiger Nährlösungen, eine reichliche Entwickelung des Pilzes nicht stattfindet, wohl aber auf dem gewöhnlichen Bäckerbrote, so weist das darauf hin, wie erst durch die mit dem Backen des Mehles verbundene Einwirkung der Hefen, Bacterien etc. ein Theil der Nährstoffe des Brotes in eine lösliche, leicht aufnehmbare Form übergeführt wird.

Von welchem Einfluss die verschiedene Beschaffenheit desselben Substrates ist, das zeigen die Versuche mit den Steinpilzen. Auf dem Stiele desselben bilden sich fast nur Sporangien aus, auf dem abgetrennten Hymenium, das reich an Nährstoffen und osmotisch wirksamen Salzen ist, fast ausschliesslich Zygoten. Auf den gesammten Fruchtkörpern der Pilze bilden sich beide Formen zumeist gleichbegünstigt nebeneinander aus. Dass bei den Pilzen auch die wasserunlöslichen Theile eine Rolle spielen, das zeigen die Versuche B 7—9.

Das Erntegewicht auf dem Brote und den Pilzen bei verschiedenem Wassergehalte nimmt mit der Concentration der gelösten Nährstoffe zu und erreicht den höchsten Werth, sobald die Zygotenbildung eintritt (A und B 1—4). Wie wir später noch sehen werden, bedeuten diese Zahlen jedoch in erster Linie eine Erhöhung der fructificativen Entwickelung gegenüber der vegetativen Mycelhaut, die nicht mitgewogen wurde.

Der wesentlichste Erfolg dieser Reihe besteht in dem Resultate der Versuche No. 11—19. Wir sehen, dass auf einem Brotstückchen von derselben Qualität und Quantität durch die Zugabe der mehr als dreifachen Wassermenge immer nur Sporangien gebildet werden. Wurden in dem zugesetzten Wasser aber Ammontartrat, Milchzucker oder Chlorammonium in geeigneten Mengen aufgelöst, so wurde hierdurch ebensowohl ausschliessliche Zygotenbildung herbeigeführt, wie durch die Zugabe von Traubenzucker, Glycerin und Pepton.

IX. Cultur-Reihe.

A.

No.	30 gr Brot und	Behandlung des getränkten Brotes	Fruchtform des Pilzes	Trockengewicht der fructifitativen Ernte.
1.	20 gr Wasser (i. d. Culturschaale zuges.)	15 Minuten im Dampftopf erhitzt	**Zg.**, einzelne **Sp.**	1,12
2.	30 „ „		meist **Zg.**	1,02
3.	50 „ „		**Zg.** u. **Sp.** gleichwerthig	0,886
4.	75 „ „		nur **Sp.**	0,675
5.	50 „ „	3 Min. im Dampftopf erhitzt	wie 3.	
6.	50 „ „	5 „		
7.	50 „ „	10 „		
8.	50 „ „	20 „		
9.	50 „ „	30 „		
10.	50 „ „	In viel Wasser von 60—65° 15 Minuten aufgeweicht	nur **Sp.**	
11.	100 „ „	15 Minuten im Dampftopf erhitzt	nur **Sp.**	
12.	100 „ Bierwürze		meist **Zg.**, auch üppige **Sp.**-Entwickelung	
13.	100 „ Mistdecoct.		nur **Sp.**, üppige Entw.	
14.	100 „ 10% Ammontartrat		nur **Zg.**, später einzelne **Sp.**	
15.	100 „ 8% Glycerin		meist **Zg.**, auch **Sp.**	
15.	100 „ 10% Traubenzuckerlös.		meist **Zg.**, wenige **Sp.**	
17.	100 „ 6% Peptonlösung		meist **Zg.**, reichliche **Sp.**	
18.	100 „ gesättigte Milchzuckerlös.		meist **Zg.**, auch **Sp.**	
19.	100 „ 5% NH_4Cl		nur **Zg.**, später auch **Sp.**	

B.

No.	5 gr Pilz und	Behandlung des getränkten Pilzes	Fruchtform von Sporodinia	Trockengewicht der fructifitativen Ernte.
1.	10 gr Wasser	15 Minuten im Dampftopf erhitzt	**Zg.**, später Büschel v. **Sp.**	0,89
2.	20 „ „		„ „ „ „ „	0,92
3.	40 „ „		**Zg.** u. **Sp.**, die letzteren überwiegend	0,60
4.	100 „ „		nur **Sp.**	0,30
5.	das Hymenium des frischen Steinpilzes ohne Wasserzusatz	15 Minuten im Dampftopf erhitzt	nur **Zg.**	
6.	der Stiel und das Hutfleisch ohne Hymenium		meist **Sp.**, auch **Zg.**	
7.	Getrocknete Steinpilze wurden mit kaltem Wasser ausgezogen, getrocknet, gepulvert, mit Wasser zum Brei angerührt und 15 Minuten sterilisirt.		Reichliche u. ausschliessliche Sporangienbildung.	
8	Der wässrige Auszug dieser Steinpilze sterilisirt u. besät. — Reichl. Sporangienbildung.			
9.	Die ausgezogenen Pilze getrocknet, gepulvert und mit dem Pilzdecoct zum Brei angerührt; sterilisirt.		Ueppige Zygoten- und Sporangienbildung.	

Auf diesem Wege komme ich nun zur Prüfung der letzten Gruppe von Körpern, die eine Einwirkung auf die Fruchtform unseres Pilzes besitzen, der anorganischen Salze.

5. Die Wirkung der anorganischen Salze.

Die Eigenschaften des Brotes, grosse Mengen von Wasser und wässrige Lösungen wie ein Schwamm in sich aufzunehmen, und sein Gehalt an löslichen Nährstoffen machen dasselbe für die Prüfung solcher wasserlöslicher Körper, bei denen eine Nährstoffwirkung nicht mehr in Frage kommt, besonders geeignet. Ich verliess desshalb für die Prüfung der anorganischen Salze die exacte, aber zeitraubende Schwammmethode und begnügte mich mit den Resultaten vergleichender Brotculturen.

Fünfzehn Gramm desselben Brotes, aus derselben zuverlässigen Quelle bezogen und einen Tag alt geworden, wurden mit 50 ccm der betreffenden Salzlösung in den gläsernen Culturgefässen übergossen und, nachdem die Flüssigkeit von dem Brote aufgesogen war, im Dampftopfe bei 100° 10 Minuten lang sterilisirt. Eine längere Einwirkung der Hitze führt zu allzugrosser Verkleisterung der Stärke, wodurch den Mycelien das Eindringen erschwert wird. Da sich im Laufe der Untersuchung herausstellte, dass das aus derselben Quelle zu verschiedenen Zeiten bezogene Brot, vermuthlich wegen des verschiedenen Verlaufes der Gährung bei der Bereitung desselben, für die Ernährung des Pilzes in sehr verschiedenem Grade geeignet ist, so habe ich die einzelnen Versuchsreihen, welche mit demselben Brote ausgeführt wurden, nicht von einander getrennt. In der Tabelle Seite 284 u. 285 sind sechs[1] solcher

No.	Salz: Chem. Zusammensetzung	Concentrationen, innerhalb welcher die Entwickelung des Pilzes noch stattfindet.	Concentrationen, innerhalb welcher die Zygotenbildung statthat.	Concentration der Lösung, die isosmot. ist, mit einer Lösung, welche 0,1 Mol. gew. Kali-Salpeter im Liter enthält.
1.	$HgCl^2$	0,001—0,025	—	—
2.	$CaCl^2$	0—5	—	0,83
3.	$Ca(NO^3)^2$	0—5	—	1,38
4.	Na^2HPO^4	0—6	—	1,06
5.	K^2HPO^4	0—10	—	1,30
6.	NH^4Cl	0—8	0,5—4,0	0,53
7.	NaCl	0—10(?)	1,0—6	0,58
8.	KCl	0—12(?)	1,0—6	0,74
9.	KNO^3	0—15(?)	1,0—6(?)	1,01
10.	Na^2SO^4	0—?	0,5— über 6	1,20
11.	$MgSO^4$	0—?	0,5— „ 6	1,8
12.	$C_4H_4KNaO^6$	0—?	1,0— „ 10	1,6
13.	$C_4H_4K_2O^6$	0—?	1,0— „ 10	1,69

[1]) Es wurden noch viele solcher Reihen ausgeführt, die im wesentlichen dasselbe Resultat ergaben.

Reihen mitgetheilt, in welchen die verschiedensten Salze auf ihre Wirksamkeit untersucht wurden.

Die Reihen zeigen das übereinstimmende Resultat, dass auch die anorganischen Salze mit gewissen Ausnahmen die Zygotenbildung bei *Sporodinia* herbeiführen unter Culturbedingungen, die ohne die Mitwirkung derselben nur Sporangienbildung gestattet hätten.

Die vorstehende Zusammenstellung soll nun die Beziehungen zum Ausdruck bringen, welche zwischen der osmotischen Wirksamkeit der betreffenden Salze und ihrer zygotenfördernden Wirkung bestehen.

Es ist hieraus ersichtlich, dass eine allgemeine Abhängigkeit zwischen dem osmotischen Wirkungswerth eines Salzes und seinen zygotenfördernden Eigenschaften nicht besteht.

Es giebt eine ganze Gruppe von Salzen, welche trotz hoher osmotischer Wirksamkeit keine Zygotenbildung veranlassen; dazu gehören die Salze des Calciums und auch die phosphorsauren Alcalien, welche zu den nothwendigen Nährsalzen gerechnet werden. Diese selben Salze verhindern auch innerhalb niedriger Concentrationen die Mycelienentwickelung des Pilzes überhaupt. Sie besitzen also neben ihrer osmotischen eine die Entwickelung des Pilzes schädigende Wirkung [1]).

Abgesehen hiervon besteht unter den übrigen Salzen eine Abhängigkeit zwischen ihrem osmotischem Wirkungswerth und ihrer Einwirkung auf die Zygotenbildung fast allgemein dahin, dass unter der Voraussetzung gleicher Ernährungsbedingungen die Concentrationsgrenzen, innerhalb welcher die Zygoten gebildet werden, in dem Grade engere werden, als der osmotische Werth der Gewichtseinheit der Salze zunimmt. Gleichsinnig nehmen aber auch die Wachsthumsgrenzen des Pilzes überhaupt ab.

Wir müssen daher auch von diesen Salzen eine entwickelungshemmende Einwirkung annehmen, die sich ebenso steigert wie ihr osmotischer Werth Zu dieser zweiten Kategorie von Salzen, welche also einen hohen osmotischen Werth besitzen und welche die Zygotenbildung stärker einschränken, als die isosmotischen Lösungen der nächsten Gruppen von Salzen, gehören die Chloride und Nitrate der Alcalien. Sie gestatten daher die Zygotenbildung nur innerhalb enger Concentrationsgrenzen, und oberhalb derselben, bevor das Wachsthum ganz aufhört, erscheint nochmals die Sporangienbildung gleichsinnig mit einer bedeutenden Gewichtsabnahme der Ernte.

Dass nicht die Höhe des osmotischen Druckes in der Lösung an sich hierfür die Veranlassung ist, geht z. B. aus den Versuchen der III. Reihe S. 254 hervor, wo die Zygoten in 50% Traubenzuckerlösung in quantitativer Entwickelung auftraten, und vor allem aus den Glycerinversuchen der

[1]) Durch den Zusatz eines dieser Salze gelingt es, auch in Lösungen günstigster Zusammensetzung die Zygotenbildung zu verhindern; man muss daher bei Herstellung von Nährlösungen mit dem Zusatz derselben vorsichtig verfahren. Hierdurch erklärt sich auch die Giftigkeit des Peptons (e Carne Merk) in höheren Concentrationen.

X. Cultur-Reihe.

A. Dat. der Aussaat: 22. 4. 01.

No.	Salz	% Gehalt des Salzes	Fruchtform des Pilzes
1.	NaCl	0,5	nur **Sp.**
		1,0	nur **Zg.** (später auch Sp. in geringer Entw. — for 1,0–4,0)
		2,0	„ **Zg.**
		4,0	„ **Zg.**
		6,0	zuerst **Sp.** später **Zg.**
		10,0	nur **Sp.** (spätere Entw. kleinere Träger wohlgebild. Sp.)
		15,0	keine Entwickelung
2.	Na^2HPO^4 (12H_2O)	0,5	nur **Sp.**, das Brot ist gelblich gefärbt, später reiche Bacterien-Entw. (for 0,5–6,0)
		1,0	
		2,0	
		4,0	
		6,0	
		10,0	keine Entwickelung
3.	NH^4Cl	0,1	nur **Sp.**
		0,2	„ **Sp.**
		0,4	„ **Sp.**
		0,5	„ **Sp.** später auch **Zg.**
		0,75	meist **Zg.** auch **Sp.**
		1,0	„ **Zg.** „ „
		4,0	„ **Zg.** viele „
		8,0	„ **Sp** später einzelne **Zg.**
		10,0	keine Entwickelung
4.	$MgSO^4$ (7H_2O)	0,25	nur **Sp.**
		0,5	„ **Sp.** später einzelne **Zg.**
		1,0	**Sp.** u. **Zg.** (Zg. etwas später — for 1,0–2,0)
		2,0	**Sp.** u. **Zg.**
		4,0	nur **Zg.** (später auch einzelne Sp. — for 4,0–10,0)
		6,0	„ **Zg.**
		10,0	„ **Zg.**
5.	Ca-SO^4	gesätt. Lösung	nur **Sp.**

B. Dat. der Aussaat: 28. 4. 01.

No.	Salz	% Gehalt des Salzes	Fruchtform des Pilzes	Fructifitative Ernte: frisch und feucht	Fructifitative Ernte: lufttrocken	Fructifitative Ernte: % Feuchtigkeit
6.	Na^2SO^4 (10H_2O)	0,5	nur **Sp.**	1,8	0,33	82
		1,0	nur **Zg.** (später geringe Sp.-Entw. — for 1,0–5,0)	2,2	0,53	76
		2,5	„ **Zg.**	2,73	0,63	77
		5,0	„ **Zg.**	2,43	0,64	74
		10,0	fast nur **Zg.**			
7.	KNO^3	0,5	nur **Sp.**			
		1,0	„ **Sp.**			
		1,5	meist **Sp.** später **Zg.**	1,3	0,308	77
		2,5	**Sp.** und **Zg.**	1,24	0,348	72
		5,0	fast nur **Zg.**	0,66	0,272	59
		10,0	nur **Sp.**			
		15,0	keine Entwickelung			
8.	$C_4H_4KNaO_6$ (4H_2O)	0,5	nur **Sp.**	1,3	0,234	82
		1,0	nur **Zg.**	2,38	0,55	77
		1,5	„ **Zg.** (später geringe Sp.-Entw. — for 1,5–5,0)	2,90	0,64	78
		2,5	„ **Zg.**			
		5,0	„ **Zg.**	2,32	0,54	77
		10,0	„ **Zg.**			
9.	$CaCl_2$	0,5	nur **Sp.** (for 0,5–5,0)			
		1,0				
		2,5				
		5,0				
10.	Pepton	0,5	nur **Sp.** (for 0,5–1,0)			
		1,0				
		2,5	meist **Zg.** später auch **Sp.**			
		5,0	fast nur **Zg.**			
		10,0	„ „ **Zg.**			
11.	NH_4Cl	0,5	meist **Zg.** ebens. **Sp.**			
		1,0	fast nur **Zg.**			
		4,0	„ „ **Zg.** später auch **Sp.**			

X. Cultur-Reihe.

C. Dat. der Aussaat: 9. V. 01.

No	Salz	% Gehalt des Salzes	Fruchtform des Pilzes	Fructificative Ernte: frisch und feucht	Fructificative Ernte: lufttrocken	Fructificative Ernte: % Feuchtigkeit
12.	KCl	1,0	nur Zg. (später vereinzelte Sp.)		1.155	
		2.5	„ Zg. (später vereinzelte Sp.)		1.26	
		5.0	„ Zg. (später vereinzelte Sp.)		—	
		10.0	nur Sp. wie bei NaCl		—	
13.	$C_4H_4K_2O_6$ ($\frac{1}{2}H_2O$)	2.5	nur Zg. (später vereinzelte Sp.)		1,06	
		5.0	„ Zg. (später vereinzelte Sp.)		1,29	
		10.0	„ Zg. (später vereinzelte Sp.)		1.313	
14.	NH^4Cl	1.0	„ Zg.		1.086	
		2,0	„ Zg.		1.126	
		4.0	„ Zg.		1.288	
		6,0	halb Zg. halb Sp.		1.4(?)	
		10.0	keine Entwickelung		0	
15.	ohne Salze		nur Sp.		0.836	

D. Dat. der Aussaat: 12. V. 01.

No	Salz	% Gehalt des Salzes	Fruchtform des Pilzes	Vegetative Mycelhaut: feucht	Vegetative Mycelhaut: trock.	Fructificative Ernte: frisch und feucht	Fructificative Ernte: lufttrocken	Fructificative Ernte: % Feuchtigkeit
16.	Natr. subphosphoros	1,0	nur Sp.			0,62	0,15	76
		2,5	halb Sp. halb Zg.			0,71	0.14(?)	(?)
		5,0	fast nur Zg.			0.6	0.157	74
		10,0	meist Zg. wenige Sp.			0,4	0.15	63
17.	Natr. pyrophosphoric.	1,0	nur Sp.					
		2,5	nur Sp.					
		5,0	nur Sp.					
		10.0	keine Entwickelung					
18.	Asparagin	0,65	nur Sp.	2,35	0,458	0.65	0.138	79
		1,25	„ Sp.	3,50	0.632	0.95	0.203	79
		2,5	Sp. meist Zg.	3,25	0.498	2,15	0,463	79
		5,0	fast nur Zg.					

E. Dat. der Aussaat: 18. V. 01.

No	Salz	% Gehalt des Salzes	Fruchtform des Pilzes.
19.	$CaNO^3$	0,5	nur Sp.
		1.0	nur Sp.
		2,5	nur Sp.
		5.0	nur Sp.
		10,0	keine Entwickelung
20.	K_2HPO_4	1,0	nur Sp.
		2,5	nur Sp.
		5,0	nur Sp.
		10,0	nur Sp.
21.	KH_2PO_4	0,5	nur Sp.
		1,0	nur Sp.
		2,0	nur Sp.
		5,0	nur Sp.

F. Datum wie E.

No	Salz	% Gehalt des Salzes	Fruchtform des Pilzes.
22.	Na^2CO^3	1 u. 1,5	keine Entwickelung
23.	Natr. salic.	0,5 u. 1	keine Entwickelung
24.	Natr. arsenic.	0,01	Sp. Geruch nach Knoblauch
		0,025	Sp. Geruch nach Knoblauch
		0,05	Sp. Geruch nach Knoblauch
		0,1	Sp. Geruch nach Knoblauch
		0,2	Sp. Geruch nach Knoblauch
		0,5	Sp. Geruch nach Knoblauch
25.	$HgCl^2$	0,001	üppige Sp.-Entw.
		0,0025	üppige Sp.-Entw.
		0,005	üppige Sp.-Entw.
		0,01	üppige Sp.-Entw.
		0,05	keine Entw.
		0,1	keine Entw.
26.	15 Brot u. 25 ccm	1/1000 Normal H_2SO^4	Zg. und Sp.
27.	15 Brot u. 25 ccm	1/100 Normal H_2SO^4	Verzögerung d. Entw. wenige Sp., einzelne Zg.
28.	15 Brot u. 25 ccm	1/10 Normal H_2SO^4	keine Entwickelung

VI. Reihe Seite 266, No. 11 bei einem Lösungsdrucke, der unter den gleichen von diesen Salzen hervorgerufen, kein Mycelwachsthum mehr gestatten würde.

Eine dritte Gruppe von anorganischen Salzen, welche im höchsten Grade von allen die Zygotenbildung fördern, ohne für die Ernährung in Betracht zu kommen, sind die Sulfate der Alcalien und des Magnesiums. Trotz ihres niedrigen osmotischen Werthes bedingen sie schon von geringen Concentrationen an die Zygotenbildung und fördern sie bis zu dem höchsten von mir geprüften Procent-Gehalt ihrer Lösungen. Diese Salze scheinen daher eine nebenläufige, wachsthumshemmende Wirkung auf unseren Pilz nicht oder nur in sehr geringem Grade auszuüben.

Hier schliessen sich als vierte Gruppe die pflanzensauren Salze an, welche ebenso wirksam sind wie diejenigen der vorigen Gruppe, aber auch für die Ernährung in hohem Grade verwendet werden können.

Zuletzt wären hier als fünfte Gruppe der Traubenzucker und ähnliche organische Substanzen mit geringerem osmotischen Werthe anzuschliessen, welche fast bis zu den höchsten Concentrationen, soweit das Wachsthum noch erfolgen kann, Zygotenbildung gestatten, auch wenn sie ausserhalb der aufnehmbaren Nährlösung wirksam sind. (III. Reihe, Seite 254.)

Abgesehen von der nebenläufigen, entwickelungshemmenden Einwirkung der Salze, sind die Beziehungen zwischen der Concentration und der Zygotenbildung noch besonders abhängig von dem Gehalte des Substrates an aufnehmbaren Nährstoffen. In der vorstehenden Reihe finden wir z. B. bei der Verwendung von $NaCl$ und KCl die Zygoten innerhalb der Concentrationen von 1—6% gebildet, in der nächsten XI. Cultur-Reihe dagegen nur bei 4—5%. Wenn wir hiermit das Erntetrockengewicht vergleichen, so können wir constatiren, dass dasselbe in der vorstehenden Reihe (C) 1,2 Gramm, in der folgenden Reihe höchstens 0,3 Gramm beträgt. Hieraus ergiebt sich, dass in dem Brote dieser Reihe eine vier Mal so grosse aufnehmbare Nährstoffmenge vorhanden gewesen ist, als in der nächsten Reihe. Wir sahen bereits bei der Nährstoffsteigerung des Peptons Seite 273, dass ein osmotisch wirksamer Körper die Zygotenbildung nur dann herbeiführen kann, wenn die in der Zeiteinheit durch den Pilz aufnehmbare Nährstoffmenge ein gewisses Minimum nicht unterschreitet.

So wird auch hier die Zygotenbildung trotz der geeigneten Concentrationswirkung aufgehoben, sobald die Ernährung bis zu einem gewissen Grade beeinträchtigt ist. Ist andererseits die Verhinderung ihrer Bildung durch die osmotisch wirksamen Salze hervorgerufen, so wird sich die mit ihrer Concentration gesteigerte Ernährungsstörung um so weniger geltend machen, je günstiger die Ernährung überhaupt ist. Es wird die Ernährung wiederum um so weniger eine Rolle spielen, je geringer die mit der Concentration verbundene Entwickelungsstörung des betreffenden Salzes ist.

Man könnte sich praktisch so ausdrücken, dass ebenso wie nicht jeder Nährstoff seinem Nährwerth gemäss bei einem Organismus zur Aufnahme gelangt, so auch der für bestimmte Zwecke nöthige osmotische Lösungsdruck

nicht von jedem osmotisch wirksamen Körper gleichwerthig ausgeübt werden kann.

Die Versuche der Untergruppe F. wurden angesetzt, um die durch anorganische Salze bewirkte Entwickelungshemmung noch weiter zu illustriren. Bemerkenswerth ist die Fähigkeit auch dieses Pilzes, Arsenverbindungen zu zersetzen und ihre Anwesenheit durch einen Knoblauchgeruch anzuzeigen.

Um die directen Beziehungen, welche zwischen dem osmotischen Lösungsdruck und der Zygotenbildung bestehen, zum klaren Ausdruck zu bringen, habe ich noch eine letzte Versuchsreihe angesetzt, bei der ich alle nebenläufigen Einwirkungen auszuschalten suchte. Zunächst habe ich für alle Culturen dasselbe Brot verwendet; dann wählte ich für die Hervorbringung des Lösungsdruckes solche Salze, welche sich bezüglich ihres chemischen Verhaltens sehr nahe stehen und dabei bedeutende Abweichungen des Molekulargewichtes zeigen. 15 gr des Brotes wurden auch hier mit 50 ccm der betreffenden Lösung getränkt (vergl. Tab. S. 288 89).

Diese Versuche ergeben das übereinstimmende Resultat, dass die Einwirkung der geprüften Salze sowohl auf das Wachsthum überhaupt, als auch besonders auf die Zygotenbildung nicht im Sinne des isosmotischen Lösungsdruckes, sondern abhängig von den Gewichtsmengen verläuft.

Bei einem Gehalte von über 10% hört in allen Versuchen die Entwickelung auf, bei 10% findet nur noch behinderte Sporangienbildung statt, und bei 5% liegt in allen Fällen ihres Auftretens das Concentrationsoptimum für die Zygotenbildung. Es kann daher die Einwirkung dieser Salze auf das Mycelwachsthum von *Sporodinia* nicht bloss als eine Function der Anzahl ihrer Moleküle betrachtet werden. Aus diesem Grunde werde ich immer nur von einer Concentrationswirkung der löslichen Salze zu sprechen haben.

Innerhalb der einzelnen Versuche erweisen sich die Bromide von geringerer Wirkung für die Zygotenbildung als die Chloride oder Jodide, von welchen wieder die Jodide am wirksamsten sind.

Die gleichen Erntemengen der einzelnen Reihen beweisen den gleichen Nährwerth der verschiedenen Brotstücke einerseits und die bei gleichen Concentrationen sehr gleichartige Einwirkung auf die Entwickelung andererseits. In allen Fällen ist das Erntegewicht auf dem Brote ohne Salzgehalt am bedeutendsten. Von da ab bleiben die Erntemengen innerhalb weiter Concentrationsgrenzen zunächst constante, dagegen verschiebt sich das Verhältniss zwischen der vegetativen und fructificativen Entwickelung dahin, dass mit steigender Concentration die letztere gegenüber der ersteren zunimmt, bis sie bei einer Concentration von 5%, woselbst die Zygotenbildung einsetzt, ihren höchsten Werth erreicht. Bei weiterer Concentrationssteigerung hört die Zygotenbildung bald wieder auf, und gleichzeitig nimmt die ganze Entwickelung schnell ab. In allen diesen Fällen treten oberhalb ihrer Bildungsgrenze die Sporangien auf, durch das verminderte Trockengewicht anzeigend, dass ihre Bildung hier mit einer grösseren Entwickelungshemmung verbunden ist. Innerhalb weiter Grenzen bis zum Aufhören der Zygoten-

XI. Cultur-Reihe.

Aussaat: am 17. V. 01.

No.	Salz	— % KCl	Concentration in %	Fruchtform des Pilzes	Fructificative Ernte feucht und frisch	Fructificative Ernte lufttrock.	Vegetative Mycelhaut lufttrock.	Feuchtigkeitsgehalt der fructificativen Ernte in %	Aschen-Gehalt der fructificativen Ernte gr	Aschen-Gehalt der fructificativen Ernte %
	KCl		15	Keine Entwickelung						
1.	KCl	10	10	**Sp.** Nach 4 Tg. mit reif. Sp. schwach bewachsen						
2.	KCl	5	5	**Zg.** „ „ „ schon schwarz; auch Sp.	0.95	0,27		70	0,017	6,5
3.	KCl	2.5	2.5	**Sp.** „ „ „ erst einige ausgereift	1,31	0,293		78	0,011	4.0
4.	KCl	1,5	1.5	**Sp.** „ „ „ noch keine Sp. reif	1.06	0.203		80		
5.	KCl	1,0	1.0	**Sp.** „ „ „ Sp.-Träger sich erst entwickelnd	1,15	0.23		80	0,01	4.3
6.	KCl	0.6	0,6	**Sp.** „ „ „ } noch kein Träger angelegt	1.14	0.23	0,44	80		
7.	KCl	0,3	0,3	**Sp.** „ „ „ } noch kein Träger angelegt	2.35	0,36	0,54	85	0,009	2,5
8.	KBr	10	16,4	Keine Entwickelung						
9.	KBr	5	8.2	**Sp.** Nach 4 Tg. mit Sp., die z. Th. reif sind, bewachsen	1.05	0.23		78		
10.	KBr	2,5	4.1	**Sp.** „ „ „ erst wenige reif	1.23	0.248	0.29	80		
11.	KBr	1.5	2.41	**Sp.** „ „ „ einige ausgebildet, keins reif	1.24	0,20	0.445	85		
12.	KBr	1.0	1.64	**Sp.** „ „ „ in Entw. begriffen	1.20	0,22	0.32	82		
13.	KBr	0.6	0.98	**Sp.** „ „ „ einige bereits ausgebildet	—	0,21	0,331	(?)		
14.	KBr	0.3	0.49	**Sp.** „ „ „ alle erst in Entw. begriffen	1.60	0,35	0,575	(?)		
15.	KJ	10	22.4	Keine Entwickelung						
16.	KJ	5	11.2	**Sp.** Nach 4 Tg. noch kein Sp. angelegt	0.59	0,18		70	0,011	6,1
17.	KJ	2.5	5.6	**Zg.** auch **Sp.** Nach 4 Tg. Zg. z. Th. reif; Sp. noch nicht reif	1.13	0.31		73	0,016	5.1
18.	KJ	1.5	3.36	**Zg.** auch **Sp.** Nach 4 Tg. Zg. in Entwickelung begriffen; Sp. noch nicht reif	1.21	0.324		74	0,018	5.5
19.	KJ	1.0	2.24	**Sp.** Nach 4 Tg. einzelne Sp. in Entw. begriffen	1,02	0,212		79	(?)	
20.	KJ	0,6	1.34	**Sp.** „ „ „ } Sp. in Entw. begr.	1.47	0.230	0,48	84	0,0095	4.1
21.	KJ	0.3	0,672	**Sp.** „ „ „ } Sp. in Entw. begr.	2.21	0.320	0,51	86	0,0095	3,0

XI. Cultur-Reihe.

Aussaat: am 17. V. 01.

No	Salz	= % KCl	Concentration in %	Fruchtform des Pilzes	Fructificative Ernte feucht und frisch	Fructificative Ernte lufttrock	Vegetative Mycelhaut lufttrock	Feuchtigkeitsgehalt der fructificativen Ernte in %
	NaCl		15	Keine Entwickelung				
22.	NaCl	10	8	**Sp.** Nach 4 Tg. mit reif. Sp. schwach bewachsen	0,33	0,121		73
23.	NaCl	5	4	**Zg.** „ „ „ z. Th. schon schwarz auch Sp. in Ausbildung begr.	0,97	0,283	0,463	70
24.	NaCl	2,5	2	**Sp.** „ „ „ erst wenige reif	verun-	glückt		
25.	NaCl	1,5	1,2	**Sp.** „ „ „ „ „	1,10	0,205	0,527	81
26.	NaCl	1,0	0,8	**Sp.** „ „ „ erst einzelne in Entw. begriffen	0,93	0,168	0,515	82
27.	NaCl	0,6	0,48	**Sp.** „ „ „ } noch keine Sp. in Entw. begriffen	1,25	0,211	0,652	83
28.	NaCl	0,3	0,24	**Sp.** „ „ „ }	1,56	0,20	0,80	87
29.	NaBr	10	14	Keine Entwickelung				
30.	NaBr	5	7	**Sp.** Nach 4 Tg. reife Sp. schwach bewachsen	1,21	0,35	0,35	71
31.	NaBr	2,5	3,5	**Sp.** u. **Zg.** (wenige und erst später.) Nach 4 Tg. wenige Sp. reif	1,53	0,33		78
32.	NaBr	1,5	2,1	**Sp.** Nach 4 Tg. noch kein Sp. fertig gebildet	1,67	0,275		83
33.	NaBr	1,0	1,4	**Sp.** „ „ „ noch kein Sp. fertig gebildet	1,41	0,291	0,45	80
34.	NaBr	0,6	0,84	**Sp.** „ „ „ } die Träger erst in Entw. begriffen	1,57	0,21		86
35.	NaBr	0,3	0,42	**Sp.** „ „ „ }	1,81	0,29		84
36.	NaJ	10	20	Keine Entwickelung				
37.	NaJ	5	10	**Sp.** Nach 4 Tagen Anfang der Trägerbildung				
38.	NaJ	2,5	5	**Zg.** u. **Sp.** Nach 4 Tagen Zg. in Bildung begriffen, noch nicht die Sp.	1,10	0,274		75
39.	NaJ	1,5	3	**Sp.** erst später auch **Zg.** Nach 4 T. Sp. bereits gelb	1,15	0,254		78
40.	NaJ	1,0	2	**Sp.** Nach 4 Tagen einzelne Sp. in Bildung	1,26	0,236	0,336	81
41.	NaJ	0,6	1,2	**Sp.** Nach 4 T. } Sp. in Entw. begr.	1,02	0,178	0,594	83
42.	NaJ	0,3	0,6	**Sp.** „ „ „ }	1,46	0,253	0,515	83

bildung sehen wir auch hier, dass sowohl die quantitative, als auch die zeitliche Entwickelung — diese letztere zeigt sogar stets ein deutliches Optimum — von der Concentrationswirkung nicht beeinträchtigt ist.

Die in der Tabelle aufgeführten Zahlen für die Mycelhaut sind ungenau, weil dieselbe Theile des Brotes einschliesst, die sich nicht ohne Verlust aus ihr entfernen lassen; doch sind die Unterschiede ihrer Ausbildung bei den verschiedenen Concentrationen so grosse, dass die gewonnenen Zahlen genau genug ausfallen, um die hier eintretende Beeinflussung zu kennzeichnen. In allen Fällen nimmt mit steigender Concentration des Nährsubstrates auch der Wassergehalt der Erntesubstanz entsprechend ab, und es geht hieraus hervor, dass bei zunehmender Concentration in der Nährlösung auch der Wassergehalt in den Fruchtformen (entsprechend?) abnimmt. Auch diese den Wassergehalt angebenden Zahlen sind an sich ungenaue, weil sich Wasser aus dem Substrate an den Fruchtformen äusserlich emporzieht. Ebenso nimmt der Salzgehalt der Ernte mit steigender Concentration der Nährlösung zu, doch sind es nicht dieselben Salze, welche die Concentration in den Nährlösungen hervorbringen, denn ich konnte weder in der Jodreihe das Jod, noch in der Bromreihe das Brom in der Asche nachweisen[1]), so dass in der vorliegenden Versuchsreihe lediglich die ausserhalb der aufnehmbaren Nährlösung wirksame Concentration zum Ausdruck kommt. Die quantitative Entwickelung in den einzelnen Versuchen erfährt hier keine wesentliche Veränderung, auch wenn Zygoten nicht gebildet werden, wie dies aus der Bromsalzreihe ersichtlich ist[2]).

In allen bisher angeführten Versuchen konnte der bedeutsame Einfluss der Concentration für die Zygotenbildung nachgewiesen werden. Mit Ausnahme weniger Salze liess sie sich durch alle löslichen Körper hervorbringen. Dagegen hat die Qualität der einzelnen Nährstoffe für die Ernährung des Pilzes (und auch der Zygotenform) überhaupt, nicht aber für die Auslösung der Zygotenbildung speciell eine Bedeutung, denn wir sehen ihre Bildung noch ermöglicht durch anorganische Stickstoffverbindungen (Versuch No. 4, Seite 266), welche einen sehr geringen Nährwerth als N-quelle besitzen, und durch alle N-freien C-Verbindungen, soweit sie überhaupt für die Ernährung brauchbar sind. Wir sahen ferner, in wie hohem Grade die Zygotenbildung bei Vermeidung entwickelungshemmender Nebenwirkungen auch von der Quantität der einzelnen Nährstoffe unabhängig war, wenngleich es ja selbstverständlich ist, dass ihre genügende Anwesenheit für die Entwickelung des Pilzes überhaupt und die Ausbildung der sehr nahrungbedürftigen Zygoten im Besonderen die Vorbedingung ist. Aus diesem Grunde liess sich bei genügender Concentration auch durch die Steigerung eines nothwendigen Nahrungsstoffes der Uebergang von der Sporangien- zur Zygotenbildung herbeiführen.

1) Hieraus geht hervor, dass die zur Erzielung des osmotischen Innendruckes in den Pilzmycelien nöthigen Salze von dem Pilze, unabhängig von den in der Lösung wirksamen Körpern, fabrizirt werden.

2) Die Zygotenernte besteht stets zum grössten Theile aus den Sporen selbst, die Sporangienernte fast nur aus den Trägern; sie sind deshalb nicht gut vergleichbar.

Es sind also die genügende Ernährung als allgemeine, die Concentrationswirkung als specielle Bedingung der Zygotenbildung wirksam. Im Gegensatze hierzu sollen es nach **Klebs** die Kohlehydrate und die sauren pflanzensauren Salze sein, welche nach Qualität (Quantität) und Concentration die Zygotenbildung herbeiführen.

Meine letzte Versuchs-Anstellung bezieht sich nun darauf, ob es möglich sei, die Concentration auch ganz unabhängig von der gleichzeitigen Ernährung zur Wirkung zu bringen. Ich suchte dies dadurch zu erreichen, dass ich gut ernährte Mycelien, bevor sie zur Bildung der Fructificationsorgane fortgeschritten waren, in nährstofffreie Lösungen von verschiedener Concentration überführte, und so Ernährung und Concentrations-Wirkung zeitlich von einander trennte. Die Schwammmethode gestattet die Ausführung dieser Versuche auf das Leichteste. Es wurde eine grössere Anzahl steriler Schwämme mit einer Nährlösung getränkt, welche 2% Pepton, 6% Traubenzucker und die nöthigen Nährsalze enthielt, in eine geräumige flache Culturschaale nebeneinander gelegt und mit den Sporen des Pilzes geimpft. Nachdem die Mycelien die Schwämme durchwachsen hatten, nahm ich am dritten Tage einen derselben zur Controle heraus und übertrug ihn in ein steriles Gefäss, woselbst er am folgenden Tage üppigste Sporangienbildung zeigte. Zu den anderen Schwämmen liess ich seitlich am Glasrande der Culturschaale steriles, destillirtes Wasser tropfenweise herunterfliessen, bis die ganze Schaale damit angefüllt war. Darauf goss ich das Wasser ab und füllte die Schaale wiederum mit destillirtem Wasser an. Wird das noch einige Male wiederholt, dann sind die Schwämme mit den Mycelien, welche auf dem Wasser schwimmen, vollständig von den Nährstoffen befreit. Auf einem so ausgewaschenen Controlschwamme trat erst nach zwei bis drei Tagen beeinträchtigte Sporangienbildung ein. Nun wurden die übrigen Schwämme ganz allmählich in concentrirtere Lösungen übergeführt. So übertrug ich die Schwämme in Lösungen, welche enthielten: 5, 10, 20% Glycerin; 5, 10, 15% Kaliumtartrat; 10, 20, 30% Traubenzucker; 15, 30% Rohrzucker; 0,15, 2,5, 5% Chlorammonium etc.

Das Resultat war in allen Fällen ein negatives. Die Entwickelung begann erst nach längerer Zeit, und es trat sehr beeinträchtigte Sporangienbildung auf. Versuche, in denen die Schwämme gleich aus der Nährflüssigkeit in isotomische Lösungen der betreffenden Salze und von dort allmählich in die höheren Concentrationen übertragen wurden, hatten auch keinen besseren Erfolg.

Nun versuchte ich das Umgekehrte: durch Verdünnung der Nährlösung aus einem zygotenbildenden Mycelium ein sporangienerzeugendes zu erhalten. Es wurde eine zygotenbildende Nährlösung mit 26% Traubenzucker und 4% Pepton verwendet. In einem Mycelium, welches in jungen Entwickelungsstadien vor der Ausbildung der Zygoten unter der nöthigen Vorsicht nach und nach in reines Wasser übergeführt wurde, fand zunächst eine beträchtliche, zeitliche Verzögerung der Entwickelung statt, und es bildeten sich dann nur Sporangien aus. Uebertrug ich aber die Mycelien solcher Schwammculturen, auf denen sich eine Mycelhaut gebildet hatte, und in welchen die

Zygotenbildung bereits bis zum Stadium der Verschmelzung der copulirenden Aeste vorgeschritten war, in reines Wasser, dann fand eine Zeit lang Weiter- und Neubildung der Zygoten statt, fast als ob keine Uebertragung stattgefunden hätte, selbst dann, wenn die Mycelien ohne jede Vorsicht aus der Nährlösung in ein Gefäss mit Wasser gebracht wurden.

Wenn ich aus den Versuchen mit negativem Ausfall wegen der mit der Uebertragung verbundenen Entwickelungsstörung keine weiteren Schlüsse ziehen will, so kann man aus dem positiven Befunde, dass die Wirkung der Concentration in den bis zur Anlage der Zygoten vorgeschrittenen Mycelien nicht mehr zu ihrer weiteren Ausbildung nothwendig ist, folgern, dass diese Einwirkung gleichzeitig mit der Ernährung und Entwickelung der Mycelien schon vor ihrer Fructification sich geltend gemacht hat.

Nachdem ich die Concentrationswirkung als den auslösenden Reiz für die Bildung der Zygotenfruchtform erkannt hatte, musste ich mich weiter fragen, wodurch die Concentration in den Nährlösungen wirksam sein kann und ob ein Zusammenhang zwischen der Bildungsursache und der Function der Zygotenform besteht.

6. Die Wirkungsursache der Concentration und die physiologische Bedeutung der Zygotenfruchtform.

Die Concentrationswirkung kann nur auf den Veränderungen beruhen, welche durch den verschiedenen Grad ihrer Wirksamkeit in dem Verhältniss des Wassers zu den gelösten Nährstoffen eintreten.

Um diese Beziehungen und die damit zusammenhängende Beeinflussung der Fruchtformen kennen zu lernen, ist es nothwendig, dass wir die verschiedenen Möglichkeiten der durch die Concentrationswirkung hervorgerufenen Aenderungen in dem Verhältniss der Nährstoffe zum Wasser einzeln berücksichtigen.

A. Normallösung. Alle gelösten Körper sind Nahrungsstoffe; diese sind in einem Verhältniss vorhanden, wie sie der Pilz verwerthen kann. Es ändert sich nur ihr Verhältniss zum Wasser.

1. Fall. Die Normallösung ist verdünnt; bis ca. 7% gelöster Nährstoffe (V A 5 B 3).	Nur Sporangienbildung; dieselbe erreicht ihre grösste quantitative Entwickelung.	Bei gleichem Substratvolumen u. genügend grosser Substratoberfläche (im Verhältniss zum Substratvolumen) ist die zeitliche Entwickelung(shöhe) in allen Fällen fast die gleiche. Die Entnahme der gelösten Stoffe ist eine der Quantität entsprechende.
2. Fall. Die Normallösung ist von mittlerer Concentration; ca. 7—20% gelöste Nährstoffe. (V A 6, B 1, 2, 6, 7, 8. VI, 7.)	Beide Fruchtformen nebeneinander; mit zunehmender Concentration zunehmende Zygotenbildung.	
3. Fall. Die Normallösung ist concentrirt; ca. 20—30% gelöste Nährstoffe[1]). (VI, 6, 11.)	Zygotenbildung; grösste Entwickelungsmöglichkeit des Pilzes.	

[1]) Genaue Grenzen würden sich erst mit salzfreiem Pepton feststellen lassen, weil bei Verwendung höherer aufnehmbarer Nährstoffconcentrationen eine erhebliche Beeinträchtigung des Wachsthums eintritt.

Hieraus ist zu entnehmen:

Sporodinia ist im Stande bis zu einer Concentration von etwa 30%, soweit seine fructificative Entwickelung unbeeinträchtigt möglich ist, einem geeigneten Nährsubstrate die gesammten gelösten Nahrungstoffe in annähernd derselben Vegetationszeit quantitativ zu entziehen. (Daher Zunahme der Erntemengen proportional der Zunahme des Gehaltes der Nährlösung an aufnehmbaren Nahrungsstoffen.) Um dies zu vermögen, muss der Pilz die Fähigkeit besitzen, eine Normallösung von hoher Concentration unmittelbar aufzunehmen.

Sporodinia muss daher im Stande sein, gleichzeitig mit der Erhöhung der osmotisch wirksamen Substanzen in seinem Protoplasten bei steigender Concentration auch diejenigen Kräfte zu erhöhen, welche die Aufnahme der gelösten Nahrungsstoffe herbeiführen.

Diese verschiedene Aufnahmefähigkeit hat wieder zur Voraussetzung, dass der Pilz Lösungen jeglicher Concentration verbrauchen kann.

Da bei geringer Concentration nur Sporangien, bei mittlerer Concentration Sporangien und Zygoten, bei höherer Concentration nur Zygoten gebildet werden, und wir so die beiden Fruchtformen in directer Abhängigkeit von der Concentration der aufnehmbaren Nährlösung entstehen sehen, müssen wir daraus weiter folgern, dass hierbei:

1. Die Sporangienform die physiologische Function der Aufnahme und Verwendung verdünnter Nährlösungen, und
2. die Zygotenform die physiologische Function der unmittelbaren Aufnahme und Speicherung concentrirter Lösungen besitzt[1]).

Es ist daher unser Pilz nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch in zwei Organismen gespalten, von denen der sporangientragende unternormalen Bedingungen verdünnte, der zygotentragende concentrirte Nährlösungen aufnimmt und verwendet.

Wir sehen auch an dieser Stelle, wie der selbstregulatorische Mechanismus des lebenden Pilzes die Entstehung seiner beiderlei Fructifications-Organe von denselben Kräften auslösen lässt, für welche diese ihre physiologische Bedeutung haben.

B. Die Lösung enthält die aufnehmbaren Nährstoffe in geringer Menge (bis ca. 5%), so dass nur Sporangienbildung eintreten würde. Ihr Verhältniss zum Wasser ändert sich durch die gesteigerte Zugabe beliebiger gelöster (ungiftiger) Substanzen.

[1]) Dies kann zunächst nur für die Zygotenbildung dieser *Sporodinia*-Form gelten. Alle übrigen bisher beschriebenen Zygotenformen kommen neben den Sporangien an denselben Mycelien vor (nur bei *Mucor fusiger* bereits an besonderen dornigen Mycelfäden), und es ist daher nicht anzunehmen, dass ihre Bildung hier dieselbe physiologische Bedeutung habe. *Rhizopus, Thamnidium, Chaetocladium, Phycomyces, Mucor mucedo* etc. konnten auch auf diesem Wege nicht zur Zygotenbildung veranlasst werden, und es scheint fast, als ob es besondere Formen von anderer Anpassung gewesen sind, an denen die Zygoten gefunden und beschrieben wurden.

4. **Fall.** Erhöhung der Concentration d. Lösung auf d. Werth einer mittleren Concentration wie bei A, 2. Fall. (IX 16—20, Salzreihen X u. XI.)	beide Fruchtformen nebeneinander. Mit zunehmender Concentration zunehmende Zygotenbildung.	Bei gleichem geeignetem Substratvolumen, gleicher Temperatur etc. ist die zeitliche Entwickelung in allen Fällen ebenfalls wenig unterschiedlich; auch ist die Entnahme der gelösten Nährstoffe eine entsprechend quantitative.
5. **Fall.** Erhöhung der Concentration der Nährlösung bis weit über den Werth der concentrirten Normallösung. (= 50% Dextrose) (III, A u. B 4, IV, 4, 7, 8, VII, 5—8.)	Zygotenbildung; fast bis zur Grenze der vegetativen Entwickelung.	

Würde *Sporodinia*, wie wohl die meisten anderen Pilze, die gelösten Stoffe nur in einer mehr oder weniger constanten Verdünnung verbrauchen können, so würde mit steigender Concentration eine so grosse Arbeitsleistung für die Beschaffung des nothwendigen Wassers verwendet werden müssen, dass die Entwickelung des Pilzes eine entsprechende Verzögerung erfahren müsste, wie das bei vielen Pilzen bekannt ist. Da aber unser Pilz trotz hoher Concentration, auch wenn sie ausserhalb der aufnehmbaren Nährlösung wirksam ist, eine beträchtliche, zeitliche und quantitative Beeinträchtigung des Wachsthums nicht erfährt, so ziehe ich hieraus den Schluss, dass der Pilz gleichzeitig mit seinem osmotischen Innendruck auch hier diejenigen anziehenden Kräfte erhöht, welche die Aufnahme der übrigen gelösten Nahrungsstoffe zur Folge haben, genau so wie in den Fällen der Normallösung unter A.

Indem so das Wasser in verhältnissmässig geringerer, die übrigen Nährstoffe in grösserer Menge angezogen und in der Zeiteinheit aufgenommen werden, schafft sich das Mycel von *Sporodinia* gleichsinnig mit der Concentration in der Nährlösung eine concentrirtere, aufnehmbare Nährlösung. Die alleinige Wirkung der Concentration muss hier als die unmittelbare Ursache für die Einstellung der Mycelien auf die Entnahme concentrirterer Nährlösungen betrachtet werden, denn es fand in diesen Fällen gleichzeitig mit der erschwerten Wasseraufnahme nicht die Zunahme der gelösten Nährstoffe statt wie in der Anordnung A. (Unabhängigkeit von der Quantität der aufnehmbaren Nährstoffe.) Worauf es also auch hier im Wesentlichen für die Bildung der Zygotenfruchtform ankommt, das ist die Concentration der aufnehmbaren Nährlösung.

Innerhalb der beiden Fruchtformen von *Sporodinia* giebt es nun bei näherer Beachtung des zeitlichen Auftretens der Fructification in allen Versuchsreihen mit steigender Concentration ein deutliches Entwickelungs-Optimum

Es geht daraus hervor, dass die Aufnahmefähigkeit für Nährlösungen nicht bei beliebiger Concentration eine optimale ist. Ich glaube vielmehr annehmen zu müssen, dass jede der beiden Fruchtformen ein ebenso bestimmtes Bedürfniss für eine bestimmte optimale Concentration der aufnehmbaren Nährlösung besitzt, wie jede andere Mucorinee, und dass jede von ihnen dieselbe Accomodationsfähigkeit besitzt, wie diese. Indem aber die eine der Fruchtformen ihr Wachsthumsoptimm bei sehr hohen, die

andere bei niedrigen Concentrationen besitzt, kommt für den Gesammtorganismus eine so grosse gesammte Accomodationsfähigkeit zu Stande. Es kann somit die verschiedene Functionsweise der Mycelien beider Fruchtformen im Laufe einer Vegetationsperiode keine allmählich in einander übergehende sein, es ist vielmehr anzunehmen, dass ein Mycelium, welches sich unter dem Einfluss der Concentration auf die Zygotenform eingestellt hat, seine Nährlösung alsdann in einer für diese optimalen Concentration aufzunehmen bestrebt sein wird. Würde das nicht der Fall sein, dann müsste von einer bestimmten Concentrationsgrenze an, welche die Ausbildung der Zygotenform ermöglicht, nur diese allein auftreten. Da aber innerhalb weiter Grenzen beide Fruchtformen nebeneinander gebildet werden, ist die Annahme nothwendig, dass das Optimum ihrer Concentrationen weit auseinander liegt und dass sich die Mycelien bei einer von ihrem beiderseitigen Optimum am meisten entfernten Nährlösung mittlerer Concentration in verschiedener Weise so einstellen, dass die einen eine concentrirtere und die anderen eine verdünntere Lösung aufnehmen, wie sie ihrem beiderseitigen Optimum entsprechen. Ist die aufnehmbare Nährlösung nicht so concentrirt und so verdünnt, dass sie durch die dazu gehörige Fruchtform vollständig verwendet werden kann, so wird das eine Mal eine concentrirtere, das andere Mal eine verdünntere Lösung übrig bleiben, und so nur erklärt es sich, dass so oft beide Formen nach einander auftreten[1]).

Dass sich die Sporangien und die Zygoten in dieser Weise ergänzen, das lässt sich sehr anschaulich aus folgenden Versuchen ableiten, in denen es gelingt, die Spaltung der Nährlösung in eine concentrirtere und eine verdünntere durch unseren Pilz zeitlich auseinander zu ziehen. Wenn man in eine 5 cm breite Culturschaale 150 ccm einer über 2 cm tiefen Agar-Agar-Schicht hineingiesst, welche etwa 20% aufnehmbare Nährstoffe gelöst enthält und den Pilz darauf aussät, dann treten zunächst nur Zygoten auf. Das Mycelium, welches, wie wir früher sahen, nicht tief in die Nährschicht eindringen kann (Seite 251 u. 278), entnimmt den oberen Schichten eine concentrirtere Nährlösung. Hebt man nun, nachdem die Entwickelung in 8 bis 10 Tagen scheinbar beendet ist, die Haut mit den Zygoten ab, dann entwickeln sich die darin gebliebenen Mycelien weiter. Würde das Zygotenmycelium die Nährstoffe in derselben Concentration entnommen haben, wie sie vorhanden waren, so würden jetzt wieder Zygoten entstehen müssen. Das ist aber nicht der Fall, es tritt jetzt vielmehr üppige Sporangienbildung ein, was darauf hinweist, dass die Zygoten eine concentrirtere Lösung aufgenommen und eine verdünntere zurückgelassen haben[2]).

[1]) Das Zygotenmycel würde natürlich auch eine verdünnte Nährlösung vollkommen erschöpfen, falls es sich hierin bilden und erhalten könnte, ohne sein Concentrationsoptimum zu verändern.

[2]) Sollte die Sporangienform nach dem Abheben der ersten Ernte noch nicht entstanden sein, so bildet sie sich sicher nach dem nochmaligen Abheben der Zygoten; man kann dann vorheilhaft von Neuem sterilisiren und aussäen.

So wird es erklärlich, wie in demselben Substrate die Einwirkung derselben Concentration zu gleicher Zeit die Bildungsursache werden kann sowohl für die Sporangien, als auch für die Zygoten.

Diese besonderen physiologischen Eigenschaften des Mycels von *Sporodinia*:

1. sich je nach der Beschaffenheit der Nährlösung sowohl auf ein sehr hohes, als auch auf ein sehr niedriges Concentrationsoptimum einstellen zu können und sich die Lösungen mittlerer Concentration in eine concentrirtere und eine verdünntere gleichsam zu zerlegen, sodass beide Einstellungen eine Nahrlösung von möglichst optimaler Concentration aufnehmen können, (was practisch darauf hinauskommt, dass der Pilz das Verhältniss seiner Anziehungskräfte für das Wasser und die gelösten Stoffe der jedesmaligen Lösung in optimaler Weise anpassen kann), und
2. das Vermögen, die beiden wichtigsten Nahrungsstoffe, die organischen C- und N-Verbindungen, in einem innerhalb weiter Grenzen wechselnden Verhältniss, je nachdem sie in der Nährlösung vorhanden sind, aufzunehmen und dementsprechend seine Zygoten in einer stickstoffreichen und stickstoffarmen Form aufbauen zu können, (was practisch darauf hinauskommt, dass der Pilz auch das Bedürfniss für seine Nahrungsstoffe dem jedesmaligen Verhältniss derselben in der Nährlösung zwecks ihrer vollkommenen Ausnutzung anzupassen vermag),

verbunden mit seinem schnellen Wachsthum und seiner Ausbreitungsweise [1]) ermöglichen es dem Pilze, jedem Substratvolumen von geeigneter Oberfläche bei entsprechender Aussaat (auf eine Oberfläche von ca. 6 cm Durchmesser und 1 cm Breite eines durchlüftbaren Substrates genügt eine mittlere Aussaatstelle) und geeigneter Temperatur in einer sehr kurzen Vegetationsperiode die aufnehmbaren Nährstoffe in vollkommenster Weise zu entziehen, selbst wenn die vorhandenen Nahrungsmengen sehr grosse sind und ihre Concentration eine bedeutende ist.

Da durch das Zusammenwirken dieser beiden Mycelien von verschiedener Functionsweise die mit der Concentration verbundenen Störungen der Nahrungsaufnahme innerhalb weiter Concentrationsgrenzen der Nährlösung so gut wie ausgeschaltet werden, so bleiben für die Aufnahme der löslichen

---

[1]) Die darauf mit beruhen, dass

a) die aufgenommenen Nährstoffe zunächst in hohem Grade für das vegetative Wachsthum verwendet werden (stetig gesteigertes Wachsthum);

b) die Verzweigung (aufnehmende Oberfläche) eine dem Gehalt an aufnehmbaren, gelösten Nährstoffen (in der Zeiteinheit) proportionale ist, und

c) die einzelnen Mycelfäden sich dementsprechend so vertheilen, dass sie einen um so grösseren Ausnutzungsraum im Substrat beherrschen, je verdünnter die Nährlösung ist.

Nahrungsstoffe durch das Mycel von *Sporodinia* nur noch diejenigen Factoren bestehen, die unabhängig von der Concentration für die Aufnahme gelöster Nahrungsstoffe gültig sind. (Vergl. auch Seite 272/73.)

Hierfür ergiebt sich die Regel, dass die in bestimmter Zeit aus einer Nährlösung aufnehmbare Menge gelöster Nährstoffe (innerhalb der nicht beeinträchtigten Wachsthumsgrenzen) umgekehrt proportional ist der Verdünnung der in ihr befindlichen, aufnehmbaren Nährstoffmengen (die Verdünnung wird bestimmt durch die Summe aller übrigen gelösten Substanzen, einschliesslich des Wassers).

Je geringer also die Menge eines einzigen, nöthigen Nahrungsstoffes im Verhältniss zu den übrigen ist, desto geringer ist die Quantität der aufnehmbaren Nährstoffmengen, so dass alle übrigen Nährstoffe, einschliesslich des Wassers, in dem Grade für die Ernährung des Pilzes werthlos sind (abgesehen von der durch sie bewirkten Verdünnung), als sie das aufnehmbare Verhältniss der Nährstoffe überschreiten.

Es kommt hiernach im Wesentlichen darauf an, dass das Mycel die Nährstoffe, einschliesslich des Wassers, in gewissen bestimmten Verhältnisssen anzieht, und dass um so viel mehr Zeit gebraucht wird, eine bestimmte Menge dieses Verhältnisses aufzunehmen, je mehr Arbeit geleistet werden muss, um sie von den übrigen verdünnenden Molekülen zu trennen.

In zweiter Linie wird die in bestimmter Zeit von dem sich unbeeinträchtigt entwickelnden Organismus aufnehmbare Nährstoffquantität, abgesehen von der Temperatur, sich darnach richten, wie gross die hierfür nöthigen Anziehungskräfte sind, über die derselbe verfügt[1]).

Es wird derjenige Organismus in der Zeiteinheit die grössten Nährstoffmengen mit einem bestimmten Volumen seiner Oberfläche aufnehmen können, der hierfür die grössten Anziehungskräfte (gleichsinnig mit der nöthigen Erhöhung des osmotischen Innendrucks) entfalten kann.

Das Zygotenmycel von *Sporodinia* dürfte daher eine Leistungsfähigkeit für die Aufnahme gelöster Nahrungstoffe besitzen wie kaum ein anderer bisher bekannter pflanzlicher Organismus.

Nachdem ich so das Verhältniss zwischen der Anziehung für die Nahrungsstoffe und ihrer Aufnahme beleuchtet habe, bleibt mir nur noch übrig, einige Worte

---

[1]) Die mit dem Wachsthum auf hohen Concentrationen verbundene Accomodationsfähigkeit bezieht sich auf die einseitige Vermehrung dieser für die erschwerte Wasseraufnahme nöthigen Anziehungskräfte, und wir sehen, dass die Aufnahme der gelösten Stoffe in dem Grade erschwert ist, als der osmotische Lösungsdruck den optimalen Innendruck überschreitet. Während dementsprechend mit der vermehrten osmotischen Anziehungskraft, sofern sie proportional dem gesteigerten Lösungsdruck statthat, eine vermehrte Wasseraufnahme nicht verbunden ist, dürfte sich bei gleichsinniger Erhöhung des Innendruckes die Menge der in bestimmter Zeit aufnehmbaren, gelösten Nahrungsstoffe mit der Erhöhung ihrer Anziehungskräfte stetig steigern.

über die Beziehung zwischen ihrer Aufnahme und der darauffolgenden Verarbeitung anzuschliessen. Das Gewicht der vom Pilze fabricirten Trockensubstanz entspricht genau dem Gewichte der aufgenommenen Nahrungsstoffe, abzüglich einer bestimmten für die Betriebsenergie verbrauchten C-Menge. Es lassen sich daher aus dem Gewichte der Trockensubstanz diese Verhältnisse der Nahrungsaufnahme direct ableiten. Sind die vom Pilze gebildeten Stoffe gleichwerthig den aufgenommenen, so müssen sie auch denjenigen Stoffen entsprechen, welche die Anziehung dieser Körper besorgten. Eine derartige Anziehung kann aber auf chemische Substanzen nur von solchen reactiven Stoffen ausgeübt werden, die mit ihnen eine bestimmte chemische Verbindung einzugehen im Stande sind. Es können die anziehenden Stoffe daher nur als solche gedacht werden, welche mit den aufgenommenen Nährstoffen sich zu den ersten für das Leben des Pilzes brauchbaren Producten vereinigen und welche durch die Lebensthätigkeit des Plasmas, vermuthlich mit Hülfe von Enzymen, immer wieder regenerirt werden können.

Diese ersten Producte, in den Röhren der Mycelien verfolgbar, zuerst hyalin, später grobkörnig, sind nur im lebenden Zustande flüssig; sie gerinnen, sobald eine Röhre platzt, wie etwa Blut gerinnt, und speichern dann Farbstoffe (Methylenblau). Sie müssen sehr leicht wieder in die einzelnen Nahrungsstoffe zurückzerfallen, denn nachdem sie in die Zygotenfruchtform eingewandert sind, findet man sie bald darauf in fett- und stickstoffreiches Plasma gespalten.

Es ist wohl kaum bei einem anderen hochdifferencirten pflanzlichen Organismus der Uebergang von der Aufnahme der Nahrungsstoffe zu ihrem Verbrauche ein so schneller und unmittelbarer, wie bei der Zygotenform von *Sporodinia*.

Ist das Mycelium durch die Fähigkeit ausgezeichnet, sehr concentrirte Nährlösungen von verschiedener Zusammensetzung aufzunehmen, so ist die dazu gehörige Zygotenfruchtform im Stande, diese concentrirten Stoffe direct zu verwerthen. Es kann somit eine ca. 30% Nährlösung in beliebigen Mengen bei geeigneter Versuchsanstellung in der kurzen Vegetationszeit des Pilzes quantitativ als Zygotenfruchtform von *Sporodinia* geerntet werden.

Bei allen höheren pflanzlichen Organismen, auch bei der Sporangienform des Pilzes, sind die Functionen der Nährstoffaufnahme und ihrer Speicherung in zwei Abschnitte gespalten. Der erste ist gekennzeichnet durch die Aufnahme sehr verdünnter Lösungen, welche leicht überallhin nach den Orten des Verbrauches gesogen oder gehoben werden können. Der zweite, meist erst mit der Beendigung des Wachsthums und dem Eintritt der Fructification beginnend, besteht in der Verdichtung der gewonnenen Nährstoffe unter Ausscheidung des Wassers.

Bei der Zygotenform von *Sporodinia* ist die Verdichtung in hohem Grade überflüssig geworden, und wir sehen die Aufnahme der Nährstoffe schon in solcher Concentration erfolgen, wie sie zum Verbrauche geeignet sind.

Hierdurch erklärt sich auch das Verhalten der beiderlei Fruchtformen

von *Sporodinia* in verschieden feuchter Luft, wie es im I. Theil dieser Arbeit ausführlich erörtert wurde.

Da die Zygotenform von *Sporodinia*

1. nur fertig gebildete organische Nahrungsstoffe in bestimmten günstigen Verhältnissen verwendet und keine assimilirende Thätigkeit ausübt,
2. von diesen Nahrungsstoffen nur die am leichtesten verdaulichen in gelöster Form aufnimmt und sich die Arbeit der Nutzbarmachung schwer verwerthbarer und ungelöster Stoffe fast ganz erspart,
3. die mit der Concentrirung der aufgenommenen gelösten Nährstoffe verbundene Arbeitsleistung gleichfalls umgeht,

kommt ihre für die Aufnahme gelöster Nährstoffe einseitig gesteigerte Leistungsfähigkeit zu Stande, wie sie bisher für pflanzliche Organismen noch nicht bekannt geworden ist.

Auch die ineinandergreifenden Beziehungen zwischen Function und Gestaltung lassen sich bei unserem Pilze mit seltener Klarheit erkennen. Wir sahen, wie die Concentrationswirkung, d. h. die Nothwendigkeit, seine osmotisch wirksamen Kräfte zu erhöhen, für ihn zur Veranlassung wird, auch die gesammten anderen Anziehungskräfte zu steigern. Mit dieser veränderten Functionsweise verknüpft sich die Einstellung auf eine andere Gestaltung, sodass Function und Gestaltung von Anfang an mit einander verbunden erscheinen. Daher gelang es in keinem Falle, durch die Einwirkung der Concentration ohne gleichzeitige genügende Ernährung die Zygotenbildung herbeizuführen.

Ein Mycelium, das sich auf verdünnte Lösungen eingestellt hat, erzeugt Sporangien, ein solches, das concentrirte aufnimmt, Zygoten, mit der Einschränkung, dass hier auch Sporangien gebildet werden können, sofern die Zygotenbildung durch andere Umstände (zu trockene Luft, bestimmte Salze!) verhindert ist. In diesem Falle erweist sich die Sporangienform auch als befähigt, eine concentrirtere Lösung zu verwenden, wie dies besonders aus den Versuchen der XI. Reihe ersichtlich ist. Die Trennung beider Formen ist also keine scharfe und absolute.

Da die Bildung der Sporangien immer nur erfolgt, wenn diejenige der Zygoten beeinträchtigt erscheint, so müssen wir diese letztere als die bevorzugte Fruchtform unseres Pilzes bezeichnen, die er unter allen Umständen ausbildet, wenn die Bedingungen günstige sind.

Dies nöthigt uns zu der Fragestellung, warum denn eigentlich die Zygotenform in ihrer Ausbildung bei unserem Pilze im Gegensatze zu den verwandten Formen so bevorzugt wird und warum ihre besonderen Functionen für den Pilz so werthvolle sind.

Um diese Fragen zu beantworten, müssen wir das Studium der Bedingungen der Zygotenbildung verlassen und den Pilz dahin begleiten, wo er in der Natur vorkommt, in den Wald und auf die Haide. Dort müssen wir die besonderen Lebensbedingungen studiren, an die sein Dasein geknüpft ist und diese in Beziehung bringen zu den Organen und ihren Functionen, durch die sich der Pilz aus zeichnet. Diese biologische Aufgabe soll im 3. Theile der Arbeit behandelt werden.

Nachdem diese Arbeit bereits beendet und zum grösseren Theile gedruckt war, habe ich bei der Cultur einer in diesem Herbste in Westpreussen gesammelten *Sporodinia*-Form, welche prägnante morphologische Unterschiede von der in dieser Arbeit benutzten Art nicht erkennen lässt, das folgende abweichende Verhalten gefunden. In den ersten Culturen erschien auf reichlich gewässertem Brote und in verdünnten Nährlösungen fast ausschliesslich die Zygotenform an etwas längeren Trägern und unter reichlicher Wasserausscheidung an den Zygoten; erst später traten vereinzelt Sporangien auf. In den folgenden Generationen begann unter denselben Bedingungen die Sporangienform reichlicher aufzutreten und sie herrscht augenblicklich in den Broteulturen vor. Die dieser Arbeit zu Grunde liegende Form bildete unter diesen Bedingungen von Anfang an ausschliesslich Sporangien aus und verhielt sich im Laufe der ganzen Untersuchung, in der über 1000 Culturen ausgeführt wurden, constant. Es deutet dieses Verhalten, das ich weiter verfolgen werde, darauf hin, dass der Pilz an den verschiedenen Standorten sich in einem anderen Zustand der Anpassung befinden kann, dass das Concentrationsoptimum für die Zygotenform ein veränderliches ist und dass dementsprechend die Sporangienform mehr oder weniger vollständig unterdrückt sein kann.

III. Theil.

Das Lebensbild von Sporodinia.

Die nährstoffreichen und leicht verdaulichen Lebensproducte der grünen Pflanzen werden zumeist von den Thieren aufgezehrt, und für das Leben der höheren Fadenpilze bleibt im allgemeinen nur das übrig, was erst durch einen umständlichen Auflösungsprocess nutzbar gemacht werden kann.

So vollziehen die grossen Hutpilze unserer Wälder die langsame Verwerthung der abgefallenen Zweige und Blätter. In ihren grossen Fruchtkörpern, die zumeist nach längerer Regenzeit gebildet werden, concentrirt sich die in langer Entwickelung gewonnene Nahrung, von der sie oft nur einen geringen Theil für die Production ihrer Sporen verbrauchen. Von diesen grossen Nährstoffmengen lebt eine Reihe von Thieren und Pilzen. Die hier erhältliche Nahrung ist leicht und schnell verwerthbar, und wer daher nicht gleich zur Stelle ist und sie nicht schnell aufnehmen kann, für den wird nichts mehr übrig bleiben. Um nun von solchen grossen Pilzen leben zu können, wird der Organismus seine Organe und ihre Functionen den hierfür nöthigen Bedingungen anpassen müssen. Je mehr er sich aber den speciellen Bedingungen anpasst, um so weiter wird er sich von den allgemeinen entfernen, die sein Vorkommen auf allen übrigen gewöhnlichen Substraten ermöglicht. Ein solcher Organismus ist *Sporodinia grandis*, und man findet seinen braunen Zygotenfilz immer nur auf grossen Pilzfruchtkörpern. Wer die Abbildungen der Zygoten in den Lehrbüchern einmal gesehen hat, der erkennt sie unter dem Mikroskop sofort wieder. Kaum eine zweite Sporenform niederer Organismen ist so charakteristisch differenzirt, so gross und inhaltreich ausgebildet und so gut geschützt von doppelten und wohlgebildeten Membranen. Sie sind zudem in ein Hyphengeflecht so sorgsam verpackt, dass man sich des Eindruckes nicht erwehren kann, dass hier ein Organismus etwas sehr werthvolles aufbewahre. In der That handelt

es sich um eine Dauerform, die gegen Kälte und Trockenheit geschützt ist und jahrelang ihre Keimkraft behält. Sie ist es, welche den Pilz während der langen Perioden lebensfähig erhält, in denen keine grossen Pilze vorhanden sind, und hierin liegt ihre biologische Bedeutung [1]).

Alle anderen verwandten Formen, welche auf Substraten leben, die das ganze Jahr hindurch vorhanden sind, brauchen und besitzen diese Dauerform nicht, während ein anderer Zygomycet, der gleichfalls auf Pilzen lebt — *Mucor fusiger* — auch stets Zygoten ausbildet.

Es fragt sich nun, wie es der Pilz ermöglicht die grossen Pilzfruchtkörper zur rechten Zeit zu befallen und wie sich die Zygoten dementsprechend entwickeln.

Wenn im Herbst die grossen Pilzfruchtkörper vergangen sind, dann bleiben die Zygoten übrig; sie werden von dem abfallenden Laube bedeckt und gerathen wohl immer in den Waldboden hinein. Zwei Kräfte sind es nun, die hier neues Leben in ihnen erwecken, Feuchtigkeit und Wärme bei wochenlanger Wirksamkeit; dieselben Bedingungen also, welche das Erscheinen der grossen Pilzfruchtkörper zur Folge haben. Unter ihrem Einfluss sehen wir das Episporium der Zygoten zerplatzen und aus dem dehnbaren Endosporium mehrere Keimschläuche hervorkeimen. Diese wachsen direct zu den Sporangienträgern aus und entfalten alle Functionen, welche wir für diese kennen lernten:

1. In feuchter Luft lang auszuwachsen,
2. Der Richtung des Lichtes zu folgen,
3. An festen Körpern geschmeidig entlang und vorbei zu wachsen und
4. An trockener Luft das Sporangium auszubilden [2]).

---

1) Im Gegensatze hierzu behalten die grossen Sporen der Sporangienform ihre Keimkraft meist nur 2—3 Wochen. Sie keimen dafür aber sehr leicht und schnell (in wenigen Stunden) selbst in reinem Wasser. Auch die beiderlei Sporen des Pilzes ergänzen sich durch ihr entgegengesetztes Verhalten auf das Vollkommenste. Auf sterilisirtes reines Moos ausgesät, findet Ausbildung einer ganzen Anzahl normaler Sporangien statt. So erhält sich die Sporangienform auch unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen.

2) Diese besonderen Fähigkeiten können am Besten durch folgendes Experiment illustrirt werden. Man nimmt drei Petri'sche Schalen von verschiedener Grösse, schachtelt sie ineinander und bedeckt ihre Böden mit mehreren Schichten sehr feuchten Fliesspapieres. Die Deckel dürfen nicht fest aufschliessen und müssen mindestens an drei Stellen, dort wo sie dem Rande der unteren Schalen aufliegen, kleine Papp- oder Gummistücke aufgeklebt haben, damit die Träger zwischen den Rändern hindurch wachsen können. In die innerste kleinste Schale wird ein guter sporangienbildender Nährboden hereingebracht, das ganze sterilisirt, besät und so aufgestellt, dass das Licht von einer Seite am kräftigsten einwirkt. Die Träger wachsen nun unter dem Einfluss der Feuchtigkeit lang aus und dem Lichte entgegen. Dabei wachsen sie an den übergreifenden Deckeln herauf und herunter und kommen so schliesslich aus dem Rande der letzten Schale heraus an die trockene Luft, wo sie die Sporangien ausbilden.

Diese Functionsweisen entsprechen der Lebensaufgabe der Sporangien, aus dem Waldboden heraus an die Oberfläche zu gelangen, um hier die Sporen auszubilden, wo ihre weitere Verbreitung erst möglich ist. Die Feuchtigkeit, damit der Sporangienträger lang auswachsen kann, findet sich im Waldboden. Das Licht zieht ihn nach oben, so kommt er zur Oberfläche. Hier ist die trockene Luft für die Sporangienbildung. An seiner Spitze bildet jetzt der Träger die charakteristische, dichotome Verzweigung aus, welche das Sporangium auf der Oberfläche des Waldbodens befestigt, wie das ein Blick auf die Abbildung, Fig. 9 und 10, veranschaulicht[1]).

Die reifen Sporen sind gross und schwer, unregelmässig gerundet und von leicht anhaftender und benetzbarer Oberfläche; sie können deshalb nicht durch Wasser oder Wind verbreitet werden. Ihre Uebertragung vollziehen offenbar die Schnecken, Insekten-Maden und ähnliche Thiere, welche über den Waldboden kriechen und die grossen Pilzfruchtkörper besuchen. Liess ich Fliegenmaden oder kleine Schnecken über ein Substrat kriechen, auf dem Sporangien gebildet waren, so war ihr ganzer Körper bald mit den Sporen des Pilzes vollständig bedeckt, denn bei der leisesten Berührung fallen diese (wie reifes Obst vom Baum) von der Columella herunter und bleiben an dem Thierkörper kleben. Liess ich solche Thiere dann auf ein beliebiges Nährsubstrat kriechen, dann trat stets die Entwickelung des Pilzes ein. Die Uebertragung durch Thiere in die jungen in der Entwickelung begriffenen Fruchtkörper der grossen Pilze ist um so wahrscheinlicher, als sich die Sporen, wie ich früher zeigte, auf den älteren abgeschnittenen Fruchtkörpern, wegen der Concurrenz der Bacterien nicht mehr entwickeln können.

Ebenso wie es darauf ankommt, die grossen Pilze zur g e e i g n e t e n Z e i t zu befallen, ist es auch erforderlich, die vorhandenen zum Theil sehr concentrirten Nährstoffe des Pilzfruchtkörpers möglichst schnell und vollkommen für sich auszunutzen. Es ist bereits in dem vorhergehenden II. Theile dieser Arbeit ausführlich dargethan worden, wie *Sporodinia* gerade hierzu besonders befähigt ist, und es soll hier nur noch darauf hingewiesen werden, dass es gerade diese letztere Fähigkeit der Mycelien unseres Pilzes ist, welche die Concurrenzfähigkeit des Pilzes mit den Thieren ermöglicht. Verdanken die Zygoten ihre biologische Bedeutung als Speicher und Dauerform der morphologischen Ausgestaltung einer ererbten Sporenart[2]), so wird ihre

[1]) Die meisten anderen *Mucorineen* besitzen einen säulenfesten Träger, der ein oder mehrere Sporangien in die Luft emporhebt. Das gesammte Sporangium stützt sich vermöge seiner Verzweigung auf jeden festen Körper, und als eigentliche Sporangienträger könnte man die letzten dichotomen Aeste bezeichnen. (*Mucor stolonifer.*)

[2]) Ueber den sexuellen Charakter der Zygosporen vermag ich garnichts auszusagen. Der Umstand, dass sie unter Resorption einer Scheidewand aus zwei Copulationsschläuchen gebildet werden, und so ihren grossen Nährstoffbedarf von zwei Seiten her aus d e m s e l b e n P l a s m a s t r o m decken, könnte auch durch mechanische und morphologische Momente erklärt werden. Jedenfalls könnten die Azygosporen ebensowohl sexuell sein.

Entwicklungs- und Konkurrenzfähigkeit (mit den Thieren) auf den sehr nährstoffreichen Pilzfruchtkörpern erst durch ihre besondere physiologische Functionsweise ermöglicht.

Beide Formen unseres Pilzes, die Verbreitungsform der Sporangien und die Dauer- und Speicherform der Zygoten, in morphologischer und physiologischer Beziehung ungleichwerthig, vereinigen sich biologisch zu einem Gesammtorganismus von hoher und eigenartiger Leistungsfähigkeit.

Erst durch die Berücksichtigung seiner Lebensverhältnisse wurde das besondere Verhalten des Pilzes verständlich. Die Lebensverhältnisse bedingen die besondere Anpassung. Die besondere Anpassung wird erst ermöglicht durch besondere Functionen. Mit den veränderten Functionen verknüpft sich der Fortschritt in der Gestaltung. Schliesslich muss man aber immer noch in Betracht ziehen, dass die innere Organisation des Plasmas, welche die verschiedenartige Einstellung der Organe und ihre Umgestaltung erst ermöglicht, uns noch völlig unbekannt ist.

Breslau, pflanzenphysiologisches Institut der Universität im October 1901.

Erklärung der Abbildungen.

(Die Tafeln sind im Texte versehentlich mit der No. I. II. III. bezeichnet.)

Tafel IX. Das Mycelium.

Fig. 1. Ein üppig ernährtes, von einem Punkte aus gewachsenes Mycelium von Sporodinia, die Oberfläche einer Agar-Agar-Platte überziehend. 3 Tage nach der Aussaat im reflectirten Lichte photographirt. Verkl. 6 : 5.

Fig. 2. Das Ende eines verzweigten Mycelfadens in sehr verdünnter Nährlösung auf dem Objectträger gezogen. Vergr. 40.

Fig. 3. Die wachsenden Enden eines üppig ernährten Myceliums auf Gelatine, mit deutlichem Hof von verflüssigter Gelatine, den Beginn der secundären Ausgliederungen zeigend. Vergr. 30.

Fig. 4. Die secundären rhizoideuartigen Mycel-Ausgliederungen an den mehr nach rückwärts gelegenen Fäden desselben Myceliums. Vergr. 30.

Fig. 5. Die schnelle Besiedelung der Oberfläche eines festen Nährsubstrates (Agar-Agar) durch oberirdische Stolonen einer Mucor-Art. Vergr. 40.

Fig. 6. Ein schlecht ernährtes, in Agar-Agar gewachsenes Mycelium von Sporodinia (im Gegensatze zu 1. von ganz verändertem Habitus) mit Sporangien-Fructification. In der Durchsicht photographirt. Verkl. 4 : 3.

Tafel X. Die Sporangien-Fruchtform.

Fig. 7. Ein üppig ernährter Mycelfaden von Mucor mucedo in festem Nährsubstrate mit fein zugespitzten secundären Ausgliederungen, die Anlage zweier Sporangienträger zeigend. Vergr. ca. 50.

Fig. 8. Eine typische Sporangien-Cultur von Sporodinia auf Brot. Die Träger wachsen infolge veränderter Stellung zum Lichte nach verschiedenen Richtungen. Die gelbweissen Sporangien sind zum Theil schon reif und grau gefärbt. Verkl. 6 : 5.

Fig. 9. Das Ende eines Sporangienträgers mit seiner characteristischen dichotomen Verzweigung und den reifen Sporangien. — Die Sporen sind meist abgefallen. Vergr. 60.

Fig. 10. Das Ende eines Sporangienträgers, dessen Aeste die letzte dichotome Gabelung ausführen. (Der Inhalt der Fäden ist in Folge der Behandlung mit Spiritus ebenso wie in Figur 9 plasmolysirt). Vergr. 60.

Fig. 11. Die Abhängigkeit des zeitlichen Auftretens der Fructification von der räumlichen Ausdehnung des Substrates (Oberfläche). Auf der unteren Platte bereits beendete Sporangienbildung, während auf der oberen erst die Bildung einer Substrathaut stattfindet. Verkl. 8 : 5.



Berberitzen-Ast (Pflanze I, Spross A), mit Puccinia Arrhenatheri (Kleb.) Eriks.
am 20. Mai 1897 inficirt.
Photographie am 3. Juni 1899 (nach 2 Jahren) genommen.

LICHTDRUCK VON C. WESTPHAL, STOCKHOLM.



Derselbe Berberitzen-Ast wie auf der Tafel 7.
Photographie am 30. Mai 1899 (nach 2 Jahren) genommen.

LICHTDRUCK VON C. WESTPHAL, STOCKHOLM.



6.



1.



3



5.

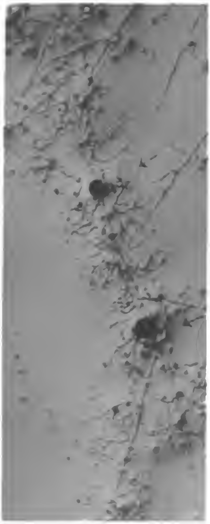


2.

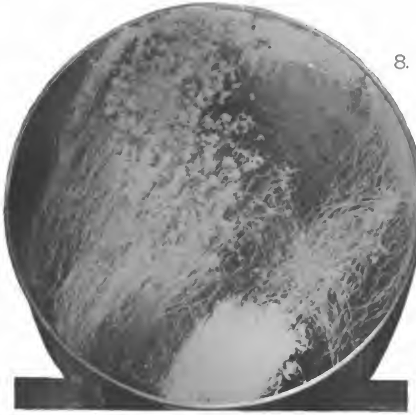


4.

R. Falck phot.

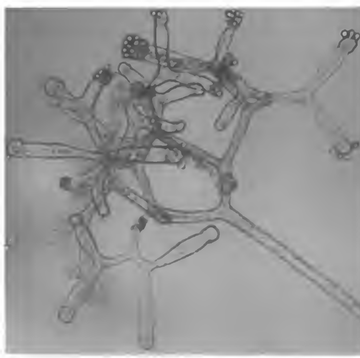


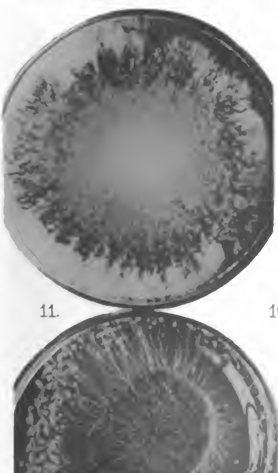
7.



8.

9.





11.

10.



R. Falck phot.



13.



15.



14.



16.



12.

R. Falck phot.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Prof. Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Oscar Brefeld,

Professor an der Universität Breslau.

Achter Band. Drittes Heft.

Mit neun Tafeln.

Breslau 1902.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Diesem Hefte sind Titel und Register zu Band VIII. (erstes bis drittes Heft) beigegeben.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Prof. Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Oscar Brefeld,
Professor an der Universität Breslau.

Achter Band. Drittes Heft.
Mit neun Tafeln.

Breslau 1902.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Inhalt des dritten Heftes.

Die Cultur der Oidien und ihre Rückführung in die höhere Fruchtform bei den Basidiomyceten.

Von **Richard Falck.**

(Mit Tafel 12—17.)

Die grünen Pflanzen besitzen die Fähigkeit, in grösstem Maassstabe die Energie des Lichtes in ihren Assimilationsproducten aufzuspeichern. Das Leben der Thiere und Menschen ist auf die Verwerthung dieser Stoffe und der in ihnen enthaltenen Energiemengen angewiesen.

Mit der Cultur der Menschen begann daher auch eine rationelle Auswahl und Pflege derjenigen Pflanzen, welche in leicht zugänglicher und concentrirter Form ihre Assimilationsproducte darboten. Gleichwohl giebt es viele und wichtige Pflanzenstoffe, welche aus so widerstandsfähigen Theilen zusammengesetzt sind, dass der Verdauungsapparat der Thiere dieselben nicht zu verwerthen vermag.

Gerade in der heutigen Zeit ist man nun aufs eifrigste bemüht, auch diese Aufbauproducte und besonders die bei ihrer anderweitigen Verarbeitung gewonnenen Abfälle, z. B. die Sägespäne der Holzmühlen, auf chemischem Wege in eine lösliche, leichter verwerthbare Form überzuführen und so der menschlichen Cultur in höherem Grade nutzbar zu machen.

Es giebt nun im vielseitigen Reiche der Natur eine grosse Klasse von Organismen, welche in hervorragender Weise die Fähigkeit besitzen, gerade diese den Thieren unzugänglichen Pflanzentheile aufzulösen und zu verwerthen — das sind die Fadenpilze, besonders in ihren höher stehenden Formen.

So oft ich im Herbste die Wälder durchstreifte und die auffälligen Gestalten der grossen Hutpilze erblickte, beschäftigte mich der Gedanke, warum man diese Gewächse, von denen ja ein grosser Theil als Volksnahrungsmittel bereits bekannt und geschätzt ist, nicht auch im Grossen cultivire und sich ihre Fähigkeiten ebenso systematisch dienstbar mache, wie diejenigen der grünen Pflanzenreihe? Wie die Felder mit Culturpflanzen, so könnte doch auch der Waldboden mit Pilzen bebaut werden, welche die Abfallstoffe des Waldes verwerthen und in ihren grossen Fruchtkörpern die gewonnenen Nährstoffe in concentrirter, verdaulicher und wohlschmeckender Form darbieten, so wie es die Menschen brauchen. In den Steinpilzen,

Gelblingen etc., welche schon jetzt wichtige Handelsartikel darstellen, sind solche Culturformen und in den Wäldern der Culturort von selbst gegeben[1]).

Diese Fragen, die mich schon lange beschäftigten, führten mich dazu, an dieser Stelle meine wissenschaftliche Thätigkeit zu beginnen und die Cultur der grossen Hutpilze zu versuchen. Ich hatte das Glück, bei Herrn Geheimrath Brefeld, der wie kein Anderer vorher die Cultur der Pilze betrieben und gefördert hat, diese ersten Untersuchungen ausführen zu können. Die Cultur der höheren Pilze kann, ebenso wie bei den grünen Pflanzen von den Samen, nur von den Sporen derselben ihren natürlichen und rationellen Ausgang nehmen. Die Schwierigkeiten, die hier zu überwinden sind, liegen aber nicht blos darin, dass diese Sporen mikroskopisch klein und einzellig sind, sondern sie beruhen darauf, dass ihre Keimung bei den meisten und wichtigsten Formen in keiner der bekannten Nährlösungen erreicht werden konnte[2]).

Bei einer Reihe der wichtigsten Vertreter der am höchsten differenzirten Fadenpilze habe ich reine Sporen in grösseren Mengen gesammelt und die Keimung derselben auf alle erdenkliche Weise zu erreichen versucht, doch waren meine Bemühungen nach dieser Richtung bisher erfolglos.

Deshalb beschränkte ich meine Aufgabe zunächst darauf, die Cultur solcher grosser Pilzformen zu versuchen, deren Sporen in einem Tropfen Nährlösung leicht auskeimen.

Es waren zur Zeit nur die Fruchtkörper von *Collybia velutipes* (Curt.) erhältlich, einer Agaricine, welche den ganzen Winter hindurch auf älteren Stämmen von Laubhölzern vorkommt. Die Sporen dieses Pilzes keimen in jeder Nährflüssigkeit auf dem Objectträger leicht aus, und die Mycelien, welche den Nährtropfen durchwachsen, zerfallen nach acht Tagen vollständig in Oidien, wie das von Brefeld im 8. Hefte seines Werkes, Seite 56, ausführlich beschrieben worden ist.

Ich übertrug nun die Mycelmassen von den Objectträgern auf Brotstücke, welche in Wasser von 75° aufgeweicht und von den Sporen anderer Fadenpilze befreit worden waren. Die Brotstücke befanden sich in flachen gläsernen Culturschalen, die nur mit einem Glasdeckel bedeckt, aber sorgfältig vor jeder Infection geschützt waren. Die Mycelien durchwuchsen das ganze Brot, bedeckten seine Oberfläche mit weissem Oidienmycel, und 2½ Monate nach der Aussaat kamen mitten aus dem Brotstücke zwei schlanke Fruchtstiele heraus, welche 5 cm hoch wurden, an ihrer Spitze allmählich sehr dürftige

---

[1]) Wenn man diese Pilze unter dem ökonomischen Gesichtspunkte cultivirt, dass sie bei möglichst geringer Verathmung besonders grosse Erträge an brauchbaren Nährstoffen liefern, so dürfte mit ihrer Fähigkeit der Nutzbarmachung unverdaulicher Abfallstoffe ein chemisches Verfahren ebensowenig concurriren können, wie etwa ein künstlicher Assimilationsprozess der Kohlensäure mit der Productionsfähigkeit der grünen Culturpflanzen.

[2]) Vergl. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. VIII. Heft. Basidiomyceten III.

Hüte ausbildeten und sich mit Sicherheit als Fruchtkörper von *Collybia velutipes* erkennen liessen. Nachdem ich mich durch den Erfolg dieses Versuches überzeugt hatte, dass die Cultur dieser holzbewohnenden Form selbst auf Brot ausgeführt werden kann, war die Unterlage für weitere Untersuchungen, auch mit anderen Formen, gewonnen. Die Aufgabe, die hier zu lösen war, bestand besonders darin, die Bedingungen zu erforschen, unter denen sowohl der Hutpilz als auch die Nebenfruchtform zu ihrer normalen Entwickelung gelangen, um so gleichzeitig einen Einblick in die noch unbekannte Biologie dieser höchstorganisirten Pilzformen zu gewinnen.

Es stellte sich nun heraus, dass die meisten Agaricinen, deren Sporen in Nährlösuung leicht zur Keimung gebracht werden können, dieselbe Nebenfruchtform besitzen wie *Collybia velutipes,* die Fructification in Oidien. Lange bevor diese Oidienbildungen bei den höchsten Formen der Pilze durch die Untersuchungen Brefelds bekannt geworden sind, kannte man die typische Oidienbildung von einem Pilze her, welcher überall in Flüssigkeiten vorkommt, die reich an gelösten organischen Nährstoffen sind. Da derselbe stets in der Milch vorkommt, hat er den Namen *Oidium lactis* erhalten [1]). Da dieser Pilz niemals anders als in Oidien fructificirt, hat man seinen morphologischen Charakter nicht beurtheilen und seine Stelluug im Systeme nicht fixiren können. Erst als Brefeld die gleichen morphologischen Bildungen bei einer grossen Reihe von Pilzen aus den verschiedensten Klassen des Pilzreiches gefunden hatte, waren die Grundlagen für eine vergleichend morphologische Beurtheilung des *Oidium lactis* geschaffen worden.

Brefeld konnte nun weiter zeigen, dass die Oidien der höchsten Pilzformen in fortlaufenden Generationen cultivirt werden können, ohne in die höhere Fruchtform wieder zurückzukehren. Daraus leitete er mit Recht ab, dass auch *Oidium lactis* die Nebenfruchtform eines solchen höheren Pilzes sein könne, dessen Cultur aus den Oidien bisher noch nicht gelungen ist, oder der vielleicht vollkommen aus dem Entwicklungsgange verschwunden sei. Dementsprechend ergaben sich nun noch folgende weitere Fragestellungen, die besonders für den Gang und die Richtung dieser Untersuchungen maassgebend geworden sind:

1. Sind die bis jetzt bekannt gewordenen Oidien-Formen der höheren Pilze, welche sich in fortlaufender Cultur ohne Abschwächung erhalten lassen, selbstständig gewordene Entwicklungsglieder, die ebenso wie *Oid. lactis* sich nie wieder in die höheren Fruchtformen zurückführen lassen, oder sind sie es nur vorübergehend und gehen in die höhere Pilzform zurück, sobald die hierfür nöthigen Bedingungen eingetreten sind?

---

[1]) Brefeld hat hiernach die gleiche Fructification auch bei den übrigen Pilzen generell als Oidien-Fruchtform bezeichnet. Sie kennzeichnet sich durch den meist totalen, centripetalen Zerfall ganzer Mycelien oder bestimmter Fäden in einzelne Sporen, ohne dass diese nach Form und Grösse sich auffällig verändern.

2. Lässt sich auch *Oidium lactis* nach einer Methode, welche die Ueberführung dieser Oidien gestattet, in eine höhere Fruchtform überführen?

3. Mit welcher der bekannt gewordenen Oidien-Formen hat *Oidium lactis* die grösste Aehnlichkeit, und an welcher Stelle im Systeme ist der Pilz unterzubringen, solange seine höhere Fruchtform noch nicht gefunden ist?

Diesen Fragestellungen gemäss wurde die Cultur nur derjenigen höheren Pilze unternommen, bei welchen Brefeld die Nebenfruchtform der Oidien nachgewiesen hat.

Nachdem die Oidienbildung, von einem Oidium ausgehend, in einigen Generationen auf dem Objectträger weitergeführt worden war, wurde die Cultur der höheren Fruchtform durch Uebertragung der Oidien einer solchen Reincultur auf die natürlichen Substrate unternommen und besonderer Werth darauf gelegt, zu normal ausgebildeten Fruchtkörpern zu gelangen, wie sie in der Natur gebildet werden.

Um die beiderlei Fruchtformen bei den verschiedenen Pilzen vergleichend beurtheilen zu können, wurden möglichst gleiche Culturbedingungen angewendet und in den verschiedenen Stadien photographische Aufnahmen gemacht.

Ebenso wie die verschiedenen Formen der Bacterien in Ermangelung gröberer morphologischer Differenzirungen durch die Photographie in ihrem natürlichen und charakteristischen Habitus wiedergegeben werden können, so auch die verschiedenen sehr gleichartigen Oidienbildungen der höheren Pilze. Die photographischen Bilder zeichnen sich auch dadurch aus, dass man sie mit Hülfe einer Lupe in weitere Details auflösen und entsprechend deutlicher machen kann. Leider konnten der Reproductionskosten halber meist nur kleine Segmente aus den 9/12 cm grossen Bildern veröffentlicht werden, und ein Theil derselben musste ganz fortgelassen werden; sie mögen die kurzen Beschreibungen überall ergänzen, wo man auch durch viele Worte eine richtige Anschauung nicht zu geben vermag.

Im Folgenden soll nun bei den wichtigsten Formen die Cultur der Oidien und der dazugehörigen höheren Fruchtformen unter den mitgetheilten Gesichtspunkten einzeln beschrieben werden.

Die Grundlagen für diese Untersuchung bilden die umfassenden Arbeiten Brefelds, wie das aus dem vorher Gesagten hervorgeht, vor allem das VIII. Heft seines Werkes, welches durch diese Arbeit eine nachträgliche Ergänzung erfährt. Auch für die persönlichen Anregungen zu dieser Arbeit, vor allem aber für sein grosses Interesse an meinen Untersuchungen bin ich meinem hochverehrten Chef, Herrn Geheimrath Prof. Dr. Brefeld, zu vielem Danke verpflichtet.

1. Phlebia merismoides Fr.

(Tafel 12.)

Zum ersten Male unter den Autobasidiomyceten fand Brefeld die Oidienbildung bei der Gattung *Phlebia* (VIII. Heft, Seite 24). Von den vier untersuchten Arten besitzt *Phlebia merismoides* die reichste Oidienbildung an den aus den Basidiensporen auf dem Objectträger erzogenen Mycelien [1]).

Die Oidien bildeten sich auch in meinen Culturen in der Weise, wie es Brefeld angiebt, an den untergetauchten letzten Auszweigungen der Mycelien. Diese Endfäden verzweigen sich, wenn sie in das Zerfallsstadium eintreten, in characteristischer Weise (Fig. 7); die Verzweigungen rollen sich meist knäuelartig ein und zerfallen dann vollständig durch centripetale Zergliederung in einzelne Abschnitte (Fig. 8). Die Luftmycelien, welche allmählich in der Cultur vorherrschen, zeigen keinen solchen Zerfall. Wenn man die Oidien weiter cultivirt, erhält man die gleichen Mycelien mit der Oidienfructification an den untergetauchten oder benetzten Fadenendigungen. Bedeckt man den Nährtropfen, welcher die keimenden Oidien enthält, mit einem sterilisirten Deckgläschen, so dass sie sich bei behinderter Luftzufuhr weiter entwickeln müssen, dann schwellen die Fäden stärker an, und es zerfallen dann die ganzen Mycelien in einzelne Abschnitte, wie das die Fig. 9 zeigt. Zur Cultur der höheren Fruchtform wurden sowohl lebende Kirschbäume mit dem Pilze geimpft, als auch abgesägte Aststücke derselben nach vollständiger Sterilisation im Dampftopfe mit den Oidien inficirt, wie es später bei *Hypholoma* ausführlich beschrieben ist. Bereits in wenigen Wochen waren grössere Holzstücke vollständig mit den Mycelien durchwachsen und auf der ganzen Oberfläche mit einem röthlichen Mycelien-Ueberzuge bedeckt. Legt man solche vom Pilze durchwachsene Holzstücke in feuchten Sand, so durchziehen die Mycelien diesen nach allen Richtungen und sind an vielen Stellen, wo sie sich zu lockeren, eigenthümlich kraus erscheinenden Büscheln vereinigen, durch ihre röthliche Färbung auffällig und kenntlich.

Unter dem Mikroskope fand ich hier und da einzelne Fäden, welche total in Oidien zerfallen waren, während viele andere mit kleinen Calciumoxalatkrystallen bedeckt erschienen.

In einer solchen Sandcultur sind 14 Monate nach der Aussaat diese Mycelien seitlich an der Glaswand des Gefässes zu einer kleinen rothgefärbten Fruchtkörperanlage krustenartig zusammengetreten.

In den übrigen, grösseren Culturen, welche alle über ein Jahr alt sind, ist bisher die Bildung eines Fruchtkörpers noch nicht eingetreten.

---

[1]) Da der Pilz hier in Schlesien nicht vorkommt, besass Herr Geheimrath Brefeld die Liebenswürdigkeit, ihn mir durch Herrn A. Kappenberg in Münster aus dem dortigen botanischen Garten kommen zu lassen. Es ist eine auf Kirschbäumen wachsende *Hydneee* mit krustenförmig ausgebreitetem Fruchtkörper. (Fig. 10.)

2. Die mistbewohnenden Agaricinen.

(Tafel 13.)

Alle auf Mist lebenden Basidiomyceten haben grosse und dunkel gefärbte Basidiensporen, welche lange Zeit keimkräftig bleiben und gegen äussere Einflüsse sehr widerstandsfähig sind. Dieselben keimen in der Regel nicht in Wasser oder zuckerhaltigen Nährlösungen, dagegen leicht und sicher in Mistdecoct. Die Basidiensporen sind daran angepasst, erst im Miste der Thiere auszukeimen, woselbst die Bedingungen für ihre Weiterentwickelung vorhanden sind. Sie können in die Excremente nicht anders hineingelangen, als durch die Kräuter des Feldes, welche gefressen und verdaut werden, während die anklebenden Sporen unversehrt den Verdauungsapparat passiren. Da ich *Oidium lactis* stets auf Kuhmist nachweisen konnte, dachte ich daran, ob nicht vielleicht eine mistbewohnende Agaricine diesem Pilze als höhere Fruchtform angehöre, und ich habe desshalb alle coprophilen Formen, die zu finden waren, cultivirt.

Die Mycelien, welche aus den Basidiensporen der coprophilen Basidiomyceten erwachsen, besitzen fast allgemein die Nebenfruchtform der Oidien. Diese Oidien sind aber zumeist nicht keimfähig, wie das bereits von Brefeld im III. und VIII. Hefte seines Werkes festgestellt wurde. Alle Mittel, welche ich anwandte, verschiedene Nährlösungen in den verschiedensten Concentrationen, blieben erfolglos, und so komme ich hier auch zu der Ueberzeugung, dass diese Gebilde die Functionen der Verbreitung des Pilzes nicht mehr besitzen. Da ihre Bildung aber bei den meisten Formen in regelmässiger und bestimmter Weise auftritt, so dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass sie andere, bisher unbekannte Functionen ausüben [1]).

Bei allen Formen werden sie nur vorübergehend an den ersten Mycelien ausgebildet, und man erhält bei fortgeführter Cultur auf den Objectträgern nur noch Basidienmycelien [2]) ohne Oidienbildung. Säet man die Sporen dieser Formen auf grössere Flächen eines Nährsubstrates aus, wie auf Mistdecoct-Agar-Agar-Platten, so kennzeichnet sich das Stadium der Oidienbildung durch einen mehr oder weniger grossen Ausbreitungskreis, auf dem die Mycelien meist nicht an die Oberfläche kommen.

Bei der weiteren Cultur auf Objectträgern ist schon Brefeld in allen Fällen zu den Fruchtkörperanlagen der höheren Form zurückgelangt.

Die Bildung der Oidien an den jungen, aus den Basidiensporen erwachsenen Mycelien dieser Formen findet im allgemeinen in sehr ähnlicher Weise statt [3]), sie hat bei den nahe verwandten kleinen Coprinusformen einen

---

[1]) Dass es sich auch nicht um Spermatien, d. h. männliche Befruchtungszellen handelt, ist von Brefeld bereits 1875—76 nachgewiesen worden. (Bot. Zeitung 1876, Nr. 4, Die Entwickelungsgeschichte der Basidiomyceten.)

[2]) Siehe Brefeld l. c.

[3]) Vergl. Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft III. Tafel VI, VIII. Diese Bilder sind auch habituell für die kleinen Coprinusformen characteristisch, es wurde desshalb keine weitere Photographie beigegeben. Im übrigen vergl. Heft VIII, besonders Tafel III.

sehr übereinstimmenden, bei den übrigen Arten aber oft deutlich verschiedenen Habitus. Die Tafel 13 zeigt ein solches Habitusbild der Oidienbildung bei den coprophilen Basidiomyceten.

1. Die häufigsten Erscheinungen auf dem Miste sind die kleinen Coprinus-Arten (Fig. 4). Die Bilder der an bestimmten Stellen der Mycelien büschelförmig angeordneten kleinen Oidienäste sind sehr charakteristisch[1]). Sie unterscheiden sich z. B. durch die Anzahl der Oidien, in welche die Seitenketten zerfallen; so besitzt *Coprinus lagopus* in der Regel 1—2gliedrige, *Psilocybe spadicea* 2—3gliedrige Seitenketten[1]). Die hauptsächlichsten Formen dieser Gruppe sind schon von Brefeld (im III. und VIII. Hefte) auch auf Pferdemist cultivirt und in ihrer Entwicklung beschrieben worden; ich habe sie gleichfalls alle cultivirt und kann mich auf die Angabe beschränken, dass ihre Mycelien noch nicht so ausgesprochen die Eigenschaften und die grosse Wachsthumsenergie auf Pferdemist besitzen, wie die typischen Basidienmycelien der grossen Coprinen, von denen noch die Rede sein wird. Ihre Cultur gelingt sehr leicht durch die Aussaat der oidienbildenden Mycelien.

Es ist sehr bemerkenswerth, dass die höchsten und grössten Formen unter den Coprinen an ihren Mycelien keine Oidienfructification mehr besitzen. Eine solche grosse mistbewohnende Form ist *Coprinus sterquilinus*, der seine bis über 20 cm hohen Fruchtkörper leicht auf Pferdemist ausbildet, und an dem ich monatelang in zahlreichen Reinculturen das Verhalten der Mycelien und die Bedingungen der Fruchtkörperbildung studirt habe.

2. Zu einer zweiten Gruppe von mistbewohnenden Hutpilzen, welche sich bedeutend langsamer entwickeln, gehört *Agaricus coprophilus* Bull. Die violettbraunen Sporen keimen schon am nächsten Tage mit einer Keimblase zu dicken gekröseartig gewundenen Mycelien, welche ebenfalls an bestimmten Stellen dünne Seitenzweige büschelartig austreiben. Diese dem Zerfalle bestimmten Fäden werden aber viel länger als bei den kleinen Coprinusformen und rollen sich, so oft ich sie beobachtete, knäuelartig zusammen, bevor der Zerfall eintritt. Fig. 4 zeigt ein aus sechs Sporen erwachsenes Mycelium, welches die verknäuelten Seitenzweige kurz vor dem Zerfalle (besonders mit Hülfe der Lupe) deutlich erkennen lässt. Die zerfallenen Oidien sind stets mehr oder weniger gebogen und verdienen den Namen der Komma-Oidien; sie vergehen in der Nährlösung, ohne dass man ihren Verbleib verfolgen kann. Werden die Mycelien weiter cultivirt, so stellen sie die Oidienbildung bald ganz ein und gehen in das typische Basidienmycel über. Es gelang mir erst nach Monaten, diese Form zu normalen Hüten zu cultiviren, dann aber war es ein leichtes, durch weitere Uebertragung des myceldurchwachsenen Pferdemistes auf frisches, sterilisirtes Substrat den Pilz in üppigster Vegetation zu erhalten. Fig. 3 zeigt das Bild solcher Pilzfamilien, wie sie auf einem

[1]) Vergl. Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft III, Tafel VI und VIII.

Pferdeapfel in monatelangem Entstehen und Vergehen gezogen werden können. Die anfangs runden Hüte dieser Pilzform haben die Eigenthümlichkeit, dass sie sich später faltig erweitern und ihren alsdann doppelt-kerbig-gebuchteten Rand kragenartig emporschlagen, wodurch die Hüte ein äusserst zierliches Ansehen bekommen.

3. Zu den am höchsten entwickelten Formen unter den Mistbewohnern gehört *Chalymotta campanulata,* von dem die Fig. 1 zwei typische auf einigen Pferdeäpfeln gezogene Exemplare darstellt.

Die aus den schwarzen Sporen erwachsenen Mycelien besitzen ebenfalls büschelig angeordnete Seitenzweige, die sich lockig einrollen und dann in Oidien zerfallen. Sie unterscheiden sich aber dadurch von den bisher besprochenen Mycelien, dass hier auch die Mycelien selbst auf lange Strecken in Oidien zerfallen. Die Oidien fand ich gleichfalls keimungsunfähig, und die Mycelien stellen ihre Bildung bei längerer Cultur ganz ein, (um sie niemals wieder auszubilden). Ueberträgt man die oidienbildenden Mycelien auf sterilisirten Pferdemist, so durchwachsen sie denselben vollständig, und erst nach einigen Wochen ungestörter Entwickelung beginnt die Anlage der Fruchtkörper zumeist in einiger Entfernung von dem durchwachsenen Substrate; sie erfolgt mit Vorliebe an Stellen, wo eine feste und harte Widerlage vorhanden ist, wie an der Glaswand des Culturgefässes. Die zarten Mycelstränge, welche die Nahrung zuführen, vermögen den grossen Fruchtkörper nicht genügend stark in einer lockeren Unterlage zu befestigen, und desshalb lehnt er die Basis seines Stieles gerne an feste Widerlagen an. Man kann in der Natur bei vielen Hutpilzen verfolgen, dass die Anlage der Fruchtkörper zwischen festen Körpern (Steine, Holz) erfolgt, so dass die Basis der Stiele fest eingeklemmt ist. Die Hüte von *Chalymotta campanulata* werden auf festen, zähen Stielen meist bis 15 cm hoch über das Substrat erhoben. Dort breitet sich der glockenförmige Hut allmählich aus und wirft dabei über eine Woche lang seine Sporen aus. Die Basidien des Hymeniums werden nämlich nicht zu gleicher Zeit ausgebildet, sondern einzelne unregelmässig umgrenzte Partieen desselben reifen früher wie die anderen. Aus diesem Grunde haben die Lamellen dieses Pilzes in der Jugend die fleckige Zeichnung, und desshalb kann das Hymenium, welches auf den Lamellen die grösstmögliche Verbreiterung erfahren hat und gegen die Einflüsse der Witterung durch die Oberfläche des Hutes dachförmig geschützt ist, wochenlang die Sporen auswerfen. Dass die Sporen in der That abgeschleudert werden, davon kann man sich am besten überzeugen, wenn man unter den Hut weisse Porzellanplatten ausbreitet. Diese werden bei geeigneter Beleuchtung in einem Umkreis, der die Höhe des Stieles fast um das Doppelte übertrifft, zwar vollständig, aber ungleichmässig (meist fächerförmig) beworfen. Die Sporen werden aber nicht bloss nach unten, sondern nach allen Richtungen des Raumes ausgeworfen, so dass die Oberfläche des eigenen Hutes damit bestreut wird. Der zarte schattenförmige Umriss auf der Oberfläche des ausgebreiteten Hutes der Fig. 3 rührt von den Sporen

desselben Hutes her. Wie schon Hansen[1]) nachgewiesen hat, werden die Sporen vorzugsweise in die Richtung vom Lichte fort ausgeschleudert. Nach meinen bisherigen Beobachtungen werden sie in die Richtung des Schattens geworfen. Wurde der junge Hut so gestellt, dass der Schatten des Fensterkreuzes des Morgens auf seine Oberfläche fiel, so fand ich oftmals die Umrisse desselben durch die eigenen Sporen auf der Oberfläche des Hutes scharf gezeichnet. Bemerkenswerth ist es noch, dass die Sporen selbst auf der glatten Oberfläche des Glases so fest anhaften, dass sie durch starkes Pusten nicht bewegt werden können. Wenn also die Hüte dieses Pilzes auf dem Felde, auf Wiesen oder wohin sonst die Excremente der Thiere gebracht werden, gebildet werden, so bewerfen sie die umstehenden Kräuter mit ihren Sporen, die daran kleben bleiben. Die Coprinusformen machen es noch gründlicher, indem sie ihren ganzen Hut in eine anklebende Tinte zerfliessen lassen und mit dieser die Gräser etc. förmlich antünchen.

Zur Cultur der coprophilen Basidiomyceten eignet sich am besten der Pferdemist. Man verwendet ihn vortheilhaft ganz frisch und unversehrt, bringt ihn in geeigneter Menge in gläserne Culturschaalen und sterilisirt ihn im Dampftopfe bei 100°. Zur Aussaat ging ich von wenigen Sporen aus, deren Keimung in einem Tropfen sterilen Mistdecoctes auf Objectgläsern verfolgt wurde. Erst die Mycelien einer so erhaltenen Objectglascultur, von deren Reinheit ich mich jedesmal unter dem Mikroskope überzeugt hatte, wurden zur Aussaat verwendet. Diese erfolgt zunächst auf kleinere Mengen sterilisirten Mistes, und es dauert verhältnissmässig längere Zeit, bevor dieser von den Mycelien durchwachsen wird. Ist dies geschehen, so wird von einer solchen Reincultur aus die Infection der grösseren endgültigen Culturen vorgenommen. Jetzt geht die Entwickelung der Mycelien sehr schnell vor sich, und man kann verfolgen, wie die meisten Basidienmycelien von einem zur Aussaat verwendeten kleinen Miststückchen aus schnurgerade nach allen Seiten strahlig auswachsen und das Substrat oft in wenigen Tagen durchwachsen. Erst wenn sie das Substrat durchwachsen haben, was von allen untersuchten Formen bei *Copr. sterquilinus* am schnellsten vor sich geht, beginnt die Fruchtkörperbildung. Es ist dies ein allgemeines Princip, zunächst das ganze Substrat zu gewinnen und dann erst mit der fructificativen Fortpflanzung zu beginnen.

Verwendet man von zwei gleichbeschaffenen und gleichalterigen Culturen die eine zur Infection grösserer sterilisirter Substratmengen, so übernehmen die Mycelien sogleich die Functionen der vegetativen Ausbreitung des Pilzes und durchwachsen das neue Substrat, während die Mycelien der unveränderten Cultur bereits zu fructificiren beginnen. Dieses Verhalten habe ich besonders

[1]) Hansen, Emil Chr., Nogle Undersögelser over Agaricineernes Biologi. Hospitalstitende 1897, No. 46, p. 1109. Referat Klöckers im Botan. C., Band 74, S. 114. Die untersuchte Form ist ebenfalls ein mistbewohnender Pilz, der in diese Gruppe gehört: *Agaricus semiglobatus*. Ich habe denselben gleichfalls in üppigster Cultur gehabt, und er verhält sich ähnlich wie *Chalymotta campanulata*.

bei *Copr. sterquilinus* in zahlreichen Culturen verfolgen können. Es verhält sich mit dem Beginn der Fructification hier gewiss ähnlich wie bei *Sporodinia*, nur dass man den Nährstoffstrom in den feinen, undurchsichtigen und langsam wachsenden Basidienmycelien nicht direct unter dem Mikroskope verfolgen kann. Dass in den letzteren eine intensive Leitung von Nährstoffen stattfinden muss, beweist ja schon die rapide und mächtige Entwickelung der Fruchtkörper, welche alle Nährstoffe aus den Basidienmycelien zugeführt erhalten. Findet also vegetatives Wachsthum und eine Ableitung der Nährstoffe hierfür nicht mehr statt, so wird allmählich ein Ueberschuss von Nährstoffen entstehen, der nunmehr für den Aufbau der Fruchtkörper seine natürliche Verwendung findet [1]).

Abgesehen von dieser Beziehung, welche zwischen dem vegetativen und fructificativen Wachsthum der Pilze besteht, und dem Einfluss, welchen die Temperatur und die Qualität des Substrates ausübt, kommt für den Beginn und die Ausgiebigkeit der Fructification bei den Hutpilzen noch ein anderer Factor besonders in Betracht: das ist der Wassergehalt des Substrates. Wenn man die Cultur eines Mistbewohners in feuchtigkeitsdurchlässigen Gefässen, z. B. in unglasirten Blumentöpfen, vornimmt, so hat der normalfeuchte Mist bis zum Eintritt der Fructification bereits so viel Wasser verloren, dass ein normaler Fruchtkörper einer grösseren Form nicht mehr gebildet werden kann. Auf normalfeuchtem Miste, der sich in gläsernen Gefässen befindet, findet dagegen z. B. bei *Copr. sterquil.* die Ausbildung grosser Hüte statt, doch wird das Substrat nicht annähernd erschöpft, und die Fruchtkörperbildung unterbleibt, sobald es an dem nöthigen Wasser fehlt, welches ja zu durchschnittlich 90% in dem Fruchtkörper enthalten ist [2]). Aus diesem Grunde spielt die Zufuhr des Wassers bei der Cultur der Basidiomyceten-Fruchtkörper eine besonders wichtige Rolle. Nun können aber die Substrate, sobald sie von den Mycelien des Pilzes durchwachsen sind, kein Wasser mehr aufnehmen, sie sind nicht mehr von Wasser benetzbar. Das hat für diese Pilze eine grosse Bedeutung. Die von ihnen einmal befallenen Substrate können von Wasser nicht mehr ausgelaugt und ihrer Nährstoffe beraubt werden. Wenn man unversehrten Pferdemist, der mit den Mycelien von *Copr. sterquil.* gut durchwachsen ist, in ein mit dest. Wasser gefülltes Becherglas legt, so wird das Wasser weder merklich gefärbt, noch zeigt es einen nennenswerthen Abdampfrückstand, selbst wenn der auf dem Wasser schwimmende Mist tagelang darin verbleibt. Pferdemist, der

[1]) Ueberträgt man eine nicht zu kleine unversehrte Cultur zur Infection auf frisches Substrat, so beginnt sie dennoch zu fructificiren, ohne dass das frische Substrat sogleich durchwachsen wird, besonders wenn sie bereits längere Zeit vor der Uebertragung durchwachsen war. Es hängt dies voraussichtlich damit zusammen, dass der Nährstoffkern sich bereits für die Ausbildung der Fruchtkörper orientirt hatte und diese Orientirung in der unversehrten Cultur erhalten bleibt.

[2]) Siehe J. König, Die menschlichen Nahrungs- und Genussmittel. Berlin 1893, II, p. 753.

nicht von solchen Basidienmycelien durchwachsen ist, wird in kurzer Zeit vollständig ausgelaugt [1]). Dieses Verhalten der Mycelien der höchsten Pilze ist für die Beurtheilung ihrer Wirkung beim Stalldünger und im Waldboden gewiss auch von Bedeutung. Besonders bemerkenswerth ist es auch, dass der von den Basidienmycelien durchwachsene Pferdemist durch keinen andern Schimmelpilz, auch nicht durch Bacterien verunreinigt werden kann, und dass sie alle unter den normalen Culturbedingungen, selbst wenn sie sich vorher schon angesiedelt hatten, vollständig unterdrückt werden. Wenn ein Fruchtkörper von *Copr. sterquilinus* auf dem Miste zerflossen war, so waren die Reste des todten Stieles oft ganz mit Penicillum bedeckt, ohne dass selbst dieser Pilz auf den durchwachsenen Mist jemals überzugehen vermochte. Auch erwiesen sich diese Mycelien von grösster Widerstandsfähigkeit gegen die Einflüsse der Temperatur und des Austrocknens. Wochenlange Einwirkung einer Kälte bis über — 15° sowohl auf die feuchten als auch auf die trockenen Mycelien hatte auf ihre Infectionstüchtigkeit ebensowenig Einfluss wie Temperaturen bis ca. 40° C.[2]). Der vom Pilze durchwachsene ausgetrocknete Mist, den ich über ein Jahr aufbewahrte, bleibt, auf frischen Mist gebracht, fast ebenso infectionstüchtig wie frische Mycelien, selbst wenn er im Mörser zerkleinert wurde. Viele Basidiomyceten besitzen wohl aus diesen Gründen weder Dauersporen noch Sclerotien.

Für die Cultur der grösseren Hutpilze kam es nun darauf an, auf welche Weise die Zufuhr des Wassers möglich ist, da das durchwachsene Substrat, selbst wenn man es durchlöchert, kein Wasser aufnimmt. Auch eine vorherige Verdünnung [3]) des Mistes mit Wasser ist nicht gerathen, weil er hierdurch gerade seine günstige Beschaffenheit für die Cultur dieser Pilze (gegenüber den Bacterien) verlieren würde. Ich kam auf den richtigen Weg durch die Beobachtung der natürlichen Verhältnisse. Hier befinden sich die Substrate stets im feuchten Erdboden, und die Mycelien können die nöthige Feuchtigkeit aus ihm entnehmen. Ich verfuhr desshalb in gleicher Weise, nur dass ich anstatt des natürlichen Erdbodens reinsten sterilisirten (geglüht) Glassand verwendete.

Einige Pferdeäpfel wurden in mässig feuchten Glasssand, der sich in entsprechend grossen Blumentöpfen und Glasschaalen befand, hereingepackt, so dass sie allseitig von einer dicken Sandschicht umgeben waren, dann

[1]) Die Mycelien der Mucorineen sind im Allgemeinen leicht benetzbar, und daher sind die von ihnen befallenen Substrate nicht vor der Auslaugung geschützt. Sie entwickeln sich eben sehr viel schneller.

[2]) Die Versuche bei höherer Temperatur wurden bloss mit dem getrockneten Miste ausgeführt. Auch konnte eine weitere gleichmässig andauernde Steigerung nicht ausgeführt werden.

[3]) Um für diese Pilze angreifbar zu sein, müssen alle unlöslichen Substrate einen bestimmten Grad von Feuchtigkeit besitzen, wie ihn z. B. Holz annimmt, wenn es in feuchtem Erdboden liegt. Einige Basidiomyceten scheinen sich indessen die nöthige Feuchtigkeit selbst zu transportiren, so z. B. der Hausschwamm, wenn er trockeneres Gebälk zerstört.

wurden die Culturen im Dampftopf sterilisirt und inficirt. Die Mycelien wachsen, nachdem sie den Mist besiedelt haben, allseitig in den Sand hinein, ohne ihn für Wasser undurchdringlich zu machen. Es kann nun beliebig viel und zu jeder Zeit Wasser von etwas höherer Temperatur zugeführt werden. Auf diese Weise gelingt es, besonders in Blumentöpfen eine andauernde, periodisch erfolgende Fruchtkörperbildung zu erzielen, bis der Mist vollständig erschöpft ist. Es zeigt sich hierbei, dass nach längerer Trockenzeit eine erneute Fruchtkörperbildung herbeigeführt werden kann, sobald die Blumentöpfe wieder reichlich begossen werden [1]). Es ist längst bekannt, dass diese Organismen nach einem warmen Sommerregen wie Pilze aus der Erde wachsen; besonders auffällig ist dies auch in der Natur bei den grossen Coprinusformen, die auf unseren Wiesen vorkommen. Man kann nun auch, um diese grösseren und umständlichen Culturen zu vermeiden, einen einzigen vom Pilze durchwachsenen Pferdeapfel nachträglich auf feuchten Sand legen, welcher sich in fingerdicker Schicht auf dem Boden einer kleinen Culturschaale befindet, und so zu reichlicher Fruchtkörperbildung gelangen.

Schon daraus, dass die Cultur der grossen Basidiomyceten, im Gegensatze zu den schnell wachsenden mistbewohnenden Mucorineen, meist Wochen und Monate in Anspruch nimmt, bevor die Ausbildung der höheren Fruchtformen erfolgt, geht hervor, dass die Bedingungen für ihre Ausbildung in der Natur sich erst auf dem Felde etc. vorfinden, wenn die Entwickelung der Mycelien ungestört fortschreiten kann. So treffen wir sie auf gedüngten Wiesen, an Wegen, in Gärten und auf dem Felde.

Zu einer letzten Gruppe von mistbewohnenden Hutpilzen, welche aber eine etwas abweichende Biologie besitzen und nicht ausschliesslich auf Mist vorkommen, gehört die grösste und bedeutsamste Form, der Champignon, *Psalliota campestris* L. Die Sporen dieses Pilzes keimen in keiner Nährlösung, sie sind bis jetzt noch unbekannten Bedingungen angepasst. Eine rationelle Cultur dieses Pilzes aus den Sporen ist daher bis heute noch nicht möglich gewesen. Auf vegetativem Wege durch Verwendung der sog. Champignon-Brut konnte eine Reincultur dieses Pilzes nicht erzielt werden [2]).

---

[1]) Durch die plötzliche Wasserzufuhr wird voraussichtlich Erhöhung des osmotischen Innendruckes der Mycelien und zugleich reichliche Aufnahme wässriger Lösung bewirkt. Auch hier scheinen dieselben inneren Factoren die Auslösung der Fructification zu verursachen, wie bei *Sporodinia*. Vergl. R. Falck, Die Bedingungen und die Bedeutung der Zygotenbildung bei *Sporodinia grandis*, Cohns Beiträge zur Biologie, Bd. VIII, Heft II.

[2]) Welche Bedeutung die Cultur dieses Pilzes trotzdem schon jetzt besitzt, möge aus den folgenden, aus M. Lebl, Die Champignon-Zucht, Berlin 1897, entnommenen Zahlen hervorgehen. Allein in Paris und Rayon werden täglich 25000 kg Champignons geerntet. Bloss mit 80 Pfg. pro kg berechnet, ergiebt das einen jährlichen Ertrag von 7200000 Mark.

3. Die holzbewohnenden Agaricinen.

An die höchsten Formen unter den Mistbewohnern schliesst sich eine nahe verwandte Gruppe von holzbewohnenden Pilzen an, die Gattungen *Hypholoma* und *Pholiota*. Tafel 14.

Sie haben ebenfalls dunkel gefärbte Sporen, die mit einer Keimblase auskeimen, sowohl in Mistdecoct als auch in den gewöhnlichen zuckerhaltigen Nährlösungen[1]). Besonders in den letzteren wachsen die jungen Mycelien der holzbewohnenden Pilze üppig weiter, und noch bevor sie den Nährtropfen auf dem Objectträger durchwachsen haben, beginnt die Oidienfructification. Aehnlich wie bei *Chalymotta* bilden sich Oidienschnüre, die hier an allen Stellen der Mycelien büschelartig angelegt werden und an denen der Zerfall zunächst beginnt. Schliesslich zerfallen auch die ganzen Fadensysteme, wie es das typische Zerfallsbild Tafel 14, Fig. 1 bereits deutlich (besonders mit Hülfe einer starken Lupe) erkennen lässt.

Die einzelnen Oidien, von bacterienähnlicher Gestalt und verschiedener Grösse — Fig. 2 —, keimen aber leicht aus und erwachsen zu Mycelien, welche genau ebenso in Oidien zerfallen, wie die primär gebildeten Mycelien. Brefeld, welcher auch diese Oidienbildung zuerst beschrieben hat (VIII. Heft, Seite 45), hat die Culturen auf Objectträgern über ein halbes Jahr lang fortgesetzt, ohne dass in der Bildung der Oidien bei den folgenden Generationen eine Schwächung nachzuweisen war.

Der biologische Werth der Oidienbildung bei diesen Pilzen „als Verbreitungsform" kennzeichnet sich auch besonders darin, dass der Zerfall auf geeigneten festen Substraten vornehmlich auf der Oberfläche stattfindet. Das zeigen besonders charakteristisch die Culturen der Oidien auf Agar-Agar-Nährplatten. Vertheilt man sie in der noch flüssigen, abgekühlten Agar-Agar-Lösung und giesst dieselbe in Petri'sche Schaalen aus, wie man es bei der Cultur der Bacterien zu thun pflegt, so erhält man fixirte Colonieen, die meist aus einem Oidium erwachsen sind. Das Bild No. 3 zeigt diese vereinzelten Colonieen in einer Nährplatte, welche Mistdecoct und etwas Pilzdecoct enthält, zwölf Tage nach der Aussaat. Jedes Insect, welches über diese Platte kriecht, wird den mehlartigen Belag, welcher aus den zerfallenen Oidienmycelien besteht, verbreiten müssen. Solange man die Oidien in festen oder flüssigen Nährmedien cultivirt, die lediglich gelöste Nährstoffe[2]) und noch dazu in reichlicheren Mengen enthalten, dauert ihre Bildung fort. Bringt man sie aber auf ein festes Substrat, das vorzüglich aus Kohlehydraten in unlöslicher Form besteht, wie Brot und Holz, dann hört die Oidienbildung an den Mycelien bald vollständig auf, und sie gehen in das typische, schnallen-

[1]) Pflaumenauszug und Bierwürze.

[2]) Es wurden auch vergleichende Culturen der Oidien in Reagensgläsern ausgeführt, welche mit verschiedenen sterilen Nährflüssigkeiten beschickt waren. Es zeigte sich, dass die Oidien in den zuckerhaltigen Nährlösungen (Bierwürze, Milchserum, Holzdecoct) schliesslich zu Mycelien auswachsen, welche nur geringe Oidienfructification erkennen lassen.

führende Basidienmycel über, wie ich es später noch genauer beschreiben werde. Fig. 4 zeigt eine Brotcultur, welche in der Mitte mit Oidien besät wurde und in welcher der Uebergang in das Basidienmycel und die Ausbreitung desselben sehr deutlich zu erkennen ist[1]). Da die Oidienmycelien in geeigneten Nährlösungen fortlaufend gezogen werden können, aber sogleich in die höhere Basidienform übergehen, wenn sie unter veränderte Ernährungsbedingungen gebracht werden, so nehme ich an, dass beide Mycelformen, ähnlich wie es bei *Sporodinia* der Fall ist, verschiedene ernährungsphysiologische Functionen besitzen und dass auch hier mit der Veränderung dieser Functionen die Veränderung der Gestaltung verknüpft ist.

Um die Fruchtkörper von *Hypholoma* und *Pholiota* zu erziehen, ging ich von einem Oidium aus. Die einzelnen Oidien wurden in sehr kleinen Tropfen Bierwürze auf dem Objectträger angezogen und nachdem das kleine Mycelium wieder in Oidien zerfallen war, wurden dieselben in grössere Tropfen übertragen. Erst die Oidien einer reinen Tropfencultur dritter Generation wurden zur Aussaat auf Brot und Holz verwendet, weil sich nach der Gewöhnung an die Nährlösung die Wachsthumsenergie bedeutend steigert. (Eine Brotcultur drei Wochen nach der Aussaat zeigt die Fig. 4.) Zur Holzinfection wurden kleine Holzstückchen des Wurzelholzes eines Pappelbaumes verwendet, welche in kleinen gläsernen Culturgefässen auf eine etwa fingerdicke Schicht feuchten Sandes gelegt und mehrmals im Dampftopfe sterilisirt wurden. In einigen Culturen war das Holz vorher mit etwas Bierwürze getränkt worden. Es dauerte etwa vier Wochen, bis das Holz vollständig durchwachsen war, und auf der Oberfläche des getränkten Holzes fand ausserdem reichliche Oidienbildung statt. Die so erhaltenen Reinculturen wurden nun zur Infection grösserer quadratischer (etwa 6 cm im □) ebenso behandelter Holzstücke benutzt, wie sie die Fig. 5 darstellt. Die Infection dieser Stücke erfolgt jetzt bedeutend schneller, und die mehr als sechsmal so grossen Stücke werden etwa in der Hälfte der Zeit durchwachsen. Diese Holzstücke, welche z. Th. vorher in flache Scheiben gespalten waren, wurden nun zur Infection grösserer, zumeist in umfangreichen Blumentöpfen befindlicher Holzculturen benutzt. Auch jetzt ging die Infection bedeutend schneller vor sich als vorher. Da sich auch *Copr. sterquilinus* und die übrigen in Cultur befindlichen Basidiomyceten-Mycelien ähnlich verhielten, so lässt sich auch von ihnen[2]) aussagen, dass ihre Wachsthumsschnelligkeit und damit zugleich ihre Infectionskraft unter günstigen Bedingungen sich proportional dem zeitlichen und räumlichen Fortschritt ihrer Ausbreitung bedeutend steigert[3]).

[1]) Welche Factoren den Uebergang des Oidiummycels in das höhere Basidienmycel, z. B. auf Brot, herbeiführen, liess sich in exacter und einwandfreier Weise leider nicht feststellen. Auf Holz fand ich an der Oberfläche in einigen Fällen auch noch geringe Oidienbildung.

[2]) Vergl. Das Verhalten der Mycelien von *Sporodinia* etc., l. c.

[3]) Wenn man die so angelegten Culturen dieser Pilze verfolgt, so vergleicht man ihr Umsichgreifen unwillkürlich mit einem Feuer, das man aus kleinen Anfängen

Nachdem nun das Holz in den Culturen von den Mycelien durchwachsen war, begann noch nicht sogleich oder in kürzerer Zeit die Fruchtkörperbildung, wie bei den mistbewohnenden Agaricinen. Erst dreizehn Monate nach der Aussaat, am 15. October 1901, erschienen in einer der grösseren Culturen die ersten sechs Fruchtkörper in vollkommen normaler Ausbildung und einen Monat später auf demselben Holzstück drei ebenso gut ausgebildete Exemplare, von welchen das Bild 6 der Tafel 14 angefertigt ist. Wenn schon in den künstlichen Culturen unter den denkbar günstigsten Bedingungen des Substrates und der Temperatur mehr als 1 und $^1/_4$ Jahr dazu gehört, um von den Sporen ausgehend die Fruchtkörper zu erhalten, dann dürfte das in der Natur weit längere Zeit in Anspruch nehmen. Vier Monate später, also siebzehn Monate nach der Aussaat, erschienen darauf die ersten Fruchtkörper auf einem kleineren Holzstück, welches in mässig feuchtem Sande aufbewahrt wurde. Nachdem diese abgeblüht waren, trat nach einem weiteren Monat im März dieses Jahres eine zweite Generation von Fruchtkörpern auf, welche die Photographie No. 5 der Tafel 14 veranschaulicht. Es wurden in der Regel mehr Fruchtkörper angelegt, als ernährt werden konnten, und in dem vorliegenden Falle wurden nur drei Fruchtkörper zur Sporenreife entwickelt, einer von ihnen war dabei besonders bevorzugt. Die Holzstücke, auf denen die ersten Fruchtkörper entstanden, waren bereits derart verändert, dass man sie mit den Fingern leicht zerbröckeln konnte. Trotzdem wurden z. B. auf dem Holzklötzchen Fig. 5 diese zwei Generationen von Fruchtkörpern ausgebildet, und es ist augenblicklich Mitte Mai bereits eine dritte Generation von Fruchtkörpern in der Entwickelung begriffen. Die Zufuhr der Feuchtigkeit durch ein das Substrat umgebendes, leicht durchfeuchtbares und nährstoffarmes Medium, wie es der Sand ist, scheint mir auch hier für die ausgiebige Bildung der Fruchtkörper am zweckmässigsten zu sein. Der Sand war in allen Fällen von den Mycelien des Pilzes durchwachsen, liess sich aber trotzdem leicht durchfeuchten und zeigte stets den characteristischen Waldgeruch, wie man ihn im Walde beim Aufdecken eines Moosrasens besonders deutlich wahrnimmt.

Der characteristische Geruch des Waldbodens rührt also von den Basidienmycelien der höheren Pilze her. Er zeigt uns an, dass hier die höheren Fadenpilze die Oberhand besitzen und dass sie es sind, welche die organischen Reste des Waldbodens aufzehren. Diese sind in ihrer obersten Schicht in der Regel zu ausgetrocknet, um sogleich für die Mycelien angreifbar zu sein, erst wenn im Herbste neuer Laubfall den Boden bedeckt und die bedeckten Blätter und Nadeln genügend durchfeuchtet sind, können sie von unten her durch die bereit liegenden Mycelien befallen werden. Während des Sommers erschöpft sich die vorhandene Nahrung und gleichzeitig die vegetative Vermehrung

---

allmählich grösser werden sah. Wie man, um ein Feuer anzulegen, erst einen kleinen Spahn entzündet und von ihm das Feuer weiter überträgt, so auch verfährt man am besten bei der Cultur dieser Pilze.

der Mycelien allmählich, und sie beginnen alsdann im Herbste zu fructificiren, besonders wenn warmer Regen ihnen genügende Feuchtigkeit zuführt. Dass es diese und ähnliche, mit den verschiedenen Jahreszeiten verknüpfte Einflüsse sein müssen, welche das Auftreten der grossen Waldpilze im Herbste etc. bedingen, geht schon daraus hervor, dass die bisher von mir cultivirten Hutpilze in den Wintermonaten zur Entwickelung gelangten.

Schliesslich konnte ich bei der Cultur von *Hypholoma* noch einige Anhaltspunkte darüber gewinnen, wie sich die Mycelien von *Hypholoma* in der Erde verbreiten. Zu diesem Zwecke brachte ich grössere Holzculturen, welche sich in viereckigen Holzkästen befanden, auch solche in Blumentöpfen, in freies Gartenland. Es zeigte sich, dass nach einigen Monaten mehr oder weniger dicke Mycelstränge an verschiedenen Stellen aus dem Holze heraustraten und in die umgebende Erde hineinwuchsen. Diese Stränge zeigen aber niemals eine morphologische Differenzirung wie etwa diejenigen des Hallimasch, sie besitzen vielmehr die Fähigkeit, sich wieder vollständig in dünnere Stränge und bis in die feinsten Mycelien zu zerlegen. Die Zertheilung und Ausbreitung eines solchen Stranges bei Berührung mit einer im Boden befindlichen Thonplatte zeigt die Fig. 7.

Derart verbreiten sich die Mycelien auch im Erdboden, und sie lassen sich viele Centimeter weit verfolgen. Wo organische Reste, wie Blätter etc., sich im Boden befinden, werden sie theils fein umsponnen, theils von dünnen und dicken, weiss bis schwefelgelb gefärbten Strängen überzogen, genau wie es in jedem Waldboden zu sehen ist. So sorgen die vegetativen Mycelien gewiss in erster Linie für die Verbreitung dieses Pilzes.

Hier ist es nun zum ersten Male gelungen, aus e i n e m Oidium die normalen Fruchtkörper eines holzbewohnenden Blätterpilzes zu erziehen, dessen Cultur ebensowenig wie diejenige verwandter Formen bisher noch nicht in Reincultur gelungen war. Wenn man bedenkt, dass ein einzelnes Oidium, nicht viel grösser als ein Bacterium, durch drei Generationen von der Mutterzelle getrennt, welche ihm die Eigenschaften des mütterlichen Organismus übertragen hat, befähigt ist, die Formen eines so hoch differenzirten Fruchtkörpers in sich verborgen zu tragen, so muss man den Mechanismus anstaunen, der einer lebenden Zelle innewohnen mag. Hier wird es aber verständlich, dass eine Zelle diese Qualitäten schliesslich doch verlieren muss. Wenn wir uns vorstellen, dass ein Oidium unter Lebensbedingungen kommt, die der weiteren Oidienbildung günstig sind, aber nicht die Rückkehr in die höhere Form gestatten, und dass diese Bedingungen fort und fort bestehen bleiben, so werden die Oidien der x-ten Generation schliesslich die Fähigkeit nicht mehr besitzen, die höhere Fruchtform auszubilden, selbst wenn die dafür günstigen Bedingungen vorhanden sind[1]). Wenn nun der höhere Organismus bestehen bleibt, so werden sich derartige Fälle wiederholen, und es ist denkbar, dass es in der Natur beispielsweise Oidien geben kann, die

[1]) So erklärt sich die grosse Zahl der *Fungi imperfecti*.

von der höheren Form verschieden lange getrennt sind, und die sich mehr oder weniger leicht in diese zurückführen lassen [1]).

Man kann nun aber noch einen Schritt weiter gehen und sich vorstellen, dass solch ein abgetrennter Organismus, indem er die alten Qualitäten verliert, neue erwirbt, um sich den neuen Lebensbedingungen in höherem Maasse anzupassen. So kann er die Grösse und das Wachsthum verändern und denjenigen Bildungen unähnlich werden, von denen er selbst abstammt [2]). Schliesslich ist noch ein dritter Fall möglich, dass er Organe neu erwirbt, welche vollkommen übereinstimmen mit den Organen gleicher Anpassung von Organismen ganz anderer Abstammung [3]).

Die Culturen der Oidien von *Pholiota mutabilis* (Schaeff.) sind in nichts verschieden von den besprochenen Culturen von *Hypholoma fasciculare* (Huds.). Fruchtkörper sind bisher noch nicht erschienen.

Bemerkenswerth ist noch die Thatsache, dass die Sporen dieser Formen in den kalten Auszügen ihrer eigenen Hüte leicht auskeimen und weiterwachsen. Die Fruchtkörper stehen gewöhnlich in grosser Anzahl zusammen, sie schleudern ebenfalls ihre Sporen ab [4]), und man findet, dass sie sich gegenseitig mit ihren Sporen bestäuben. Lässt man einen solchen Fruchtkörper auf feuchtem Moos liegen, so findet man die Sporen auf ihm ausgekeimt. Eine Reihe von Versuchen, die ich angesetzt habe, um mit solchen angestäubten Fruchtkörpern Infectionen von Holz etc. auszuführen, führten aber zu keinem Erfolge, weil die Verunreinigungen unter den künstlichen Bedingungen stets die Oberhand gewannen.

Collybia velutipes (Quelet).
(Tafel 15.)

Diese holzbewohnende Form repräsentirt einen eigenen Typus. Sie gehört zu der engeren Gattung *Agaricus,* hat weisse Sporen und bildet ihre Hüte ganz frei am Stiele aus, ohne Hülle und Schleier, früher oder später. Stiel und Hut sind hier von einander unabhängiger, freier [5]). Die Oidienfructification hat bei diesem Pilze einen viel höheren Grad der Differenzirung erreicht als bei den bisherigen Arten. Sie bildet hier nicht bloss ein, kurze Zeit und nur in kleinen Umfängen nachweisbares Stadium, das vollkommen überwunden ist, sobald die höhere Form einsetzt, sondern sie bleibt in den

[1]) Vielleicht wird es so verständlich, dass von einem allbekannten *Fungus imperfectus* plötzlich einmal eine höhere Fruchtform gefunden wird.

[2]) Dies kann bei *Oidium lactis* der Fall sein.

[3]) Dieser Fall kann bei der Sporenbildung der Hefen vorliegen, welche Brefeld ebenso wie *Oidium lactis* als Nebenfruchtformen, den Ascomyceten zugehörig, angesprochen hat.

[4]) Das Abwerfen geschieht zu manchen Zeiten andauernd in ganz kurzen Intervallen und in bestimmten Richtungen.

[5]) In einigen auch bereits in der Einleitung erwähnten Broteulturen kam ein hutloser Stiel zur Entwickelung, an dem sich erst später ein sehr kleiner Hut entwickelte.

künstlichen Culturen neben ihr bestehen, so dass beide Fruchtformen des Pilzes fast gleichwerthig erscheinen. In den folgenden Untersuchungen, welche dies darthun, wurde der Pilz unter den gleichen Bedingungen cultivirt wie *Hypholoma* und *Pholiota*. Der Objectglasculturen ist bereits in der Einleitung Erwähnung gethan.

Fig. 2 ist das Bild einer Plattencultur, in der viele Oidien in dem noch flüssigen, auch bei *Hypholoma* verwendeten Mistdecoct-Agar-Agar vertheilt wurden, neun Tage nach der Aussaat. Die Oberfläche ist von dem zerfallenen Oidienmycel wie mit Mehl flockenförmig bestreut. Bei vereinzelter Aussaat erhält man die Oidiencolonieen nach ihrem Zerfall in deutlicher Umgrenzung — Fig. 1 —, analog den viel geringeren Bildungen bei *Hypholoma*. Es ist bemerkenswerth, dass hier der Zerfall erst vierzehn Tage nach der Aussaat, also fünf Tage später auf demselben Nährboden eingetreten ist, als in Fig. 2 bei reichlicher Oidienaussaat. Es illustrirt dies die grosse Bedeutung, welche die Menge der Keime für die Ausbreitung des Pilzes besitzt. Tränkt man kleine Holzstückchen mit einer Nährlösung und impft sie dann mit den Oidien des Pilzes, so durchwachsen die Mycelien das ganze Holz, und auf der Oberfläche desselben findet die reichste Oidienbildung statt, wie das Fig. 3 zeigt. Ueberträgt man einen oidienbewachsenen kleinen Holzspahn auf feuchtes sterilisirtes Moos, so überzieht das Oidienmycel alsbald die ganze Oberfläche desselben. Dieser Versuch illustrirt so recht die Bedeutung der Oidienbildung für die Verbreitung des Pilzes in der Natur — Fig. 4 —. Die üppigste Ausbildung des Oidienmycels habe ich auf (trockenem) Brot beobachtet, das mit einer fast fingerdicken Schicht des typischen Oidienmycels wie mit Schneeflocken bedeckt war. (In Fig. 7 ist das Brot auch mit Oidienmycel bedeckt.) Es ist wohl bloss zufällig, dass die Nebenfruchtform dieses ausgesprochensten Winterpilzes die Schneeflocken imitirt. Bei üppiger Ausbildung besteht dieses eigenthümliche Luftmycel aus lockeren Strängen, welche sich aus wenigen dünneren und einzelnen auffallend dicken und mit Schnallen versehenen Mycelien zusammensetzen. An diesen Mycelsträngen, welche sich weit verbreiten können (Fig. 4), entstehen allenthalben Auszweigungen, die sich zu stecknadelkopfgrossen Aggregaten zusammenrollen und total in Oidien zerfallen. Diese stellen dann in der Luft gebildete Oidiencolonieen dar, welche von unzerfallenen Hyphen locker eingehüllt, durch Mycelstränge mit einander verbunden sind und bei der Präparation in hunderte von Oidien zerfallen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese eigenartige Oidienfructification für die Zwecke der Verbreitung durch Insekten so eingerichtet ist, dass stets eine ganze Summe von Colonieen, durch unzerfallene Fäden verbunden, an einem spitzen Gegenstande hängen bleiben, mit dem man dieselben berührt. Wenn man im Winter diesen Pilz überall aus Rissen und Spalten von Bäumen hervorbrechen sieht, so wird man annehmen müssen, dass er hierher nur durch die Thiere verschleppt worden ist, welche sich an diesen Standorten aufhalten. Wer solche Pilzculturen einmal ausgeführt hat, der weiss, wie lange

es dauert, ehe man von einem Oidium aus eine üppige Reincultur erhalten kann, in wie kurzer Zeit dagegen viele Sporen den Nährtropfen durchwachsen, und dass andere Keime dann garnicht aufkommen können. Wenn *Collybia velutipes* allgemein verbreitet ist, so verdankt er das gewiss auch der Infectionstüchtigkeit der Oidiencolonieen, welche mit hunderten von Schläuchen auf einmal das Substrat befallen können. Eine Verbreitung der Oidien durch den Wind erscheint ganz ausgeschlossen, auch sind die Infectionen dieses Pilzes stets local begrenzte, sodass eine Verbreitung durch vegetative Mycelien, wie dies bei *Hypholoma* der Fall ist, wohl auch nicht stattfindet [1]).

Gleichzeitig mit der Oidienbildung findet nun auch, wie das schon eingangs mitgetheilt wurde, die Ausbildung der Fruchtkörper statt. Während auf der Oberfläche sowohl des Brotes als auch des Holzes in den geschützten künstlichen Culturen Oidienbildung stattfindet, ist das Innere dieser Substrate mit dem Basidienmycel durchwachsen, und es findet hier keine Oidienbildung statt.

Eine grössere Zahl vergleichender Brotculturen [2]) ergab nun das Resultat, dass auf wenig Wasser enthaltenden Brotstücken die Ausbildung der Oidien gefördert und diejenige normaler Fruchtkörper unterdrückt ist, und dass umgekehrt auf ausgewässertem, wasserdurchtränktem Brote normale Fruchtkörper- und geringe Oidienbildung statthat [3]). Etwa $2^1/_2$ Monate nach der Aussaat sind die Substrate ganz durchwachsen und zur Fruchtkörperbildung befähigt. Fig. 6 zeigt nun die normale Fruchtkörperbildung auf einem myceldurchwachsenen Stück Brot, welchem die nöthige Feuchtigkeit dadurch zugeführt wurde, dass es in feuchten sterilen Sand gelegt wurde [4]), wie das bei *Coprinus sterquilinus* beschrieben wurde und aus dem Bilde ersichtlich ist.

In Fig. 7 sehen wir ganze Fruchtkörperfamilien auf einem Brotstücke, das reichlich durchwässert und mit grösseren Stücken bereits durchwachsenen Brotes inficirt wurde. Die Fructification beginnt hier sogleich und zwar ausschliesslich auf den übertragenen Brotstücken. Das neue Brot liefert wohl zunächst nur die nöthige Feuchtigkeit und wird erst später langsam durchwachsen. Auf diesem Wege gelingt es am schnellsten und einfachsten, reichliche Fruchtkörperbildung dieses Pilzes herbeizuführen. Dass hier auf einem kleinen Stückchen Brote, sobald nur genügende Feuchtigkeit zugeführt wird, normale Fruchtkörper sogleich

[1]) Auch habe ich niemals eine Vereinigung der Basidienmycelien zu Strängen beobachten können; hier sind es also vorzugsweise die oidienbildenden Mycelien, welche die Verbreitung übernehmen.

[2]) Die Anwendung des Brotes ist vor 30 Jahren von Brefeld zuerst für Culturzwecke empfohlen worden.

[3]) Trotzdem ich das Verhältniss von Wasser und Brot stets bestimmt habe, hat es doch keinen Zweck, diese Zahlen hier anzuführen, weil die Beschaffenheit des Brotes zu verschieden ist, um sichere Anhaltspunkte zu gewähren.

[4]) Bei *Hypholoma* und *Pholiota* konnten auf diesem Wege keine Fruchtkörper gezogen werden, weil das nicht sterilisirbare Brot bei monatelangem Feuchtliegen durch Bacterien schliesslich verändert wird.

gezogen werden können, beweist, dass zu ihrer Bildung eine local sehr begrenzte Infection ausreicht. Das Brot eignet sich für diese Versuche besonders, weil es grosse Mengen Wasser aufnimmt und seine saure Reaction das Wachsthum der Bacterien beeinträchtigt. Doch muss man stets dafür sorgen, dass es durch zu lange Einwirkung höherer Temperaturen nicht verkleistert wird. Auch das Pappelholz [1]) ist für die Anzucht der Fruchtkörper von *Collybia velutipes* sehr geeignet; man verfährt dabei ebenso, wie ich es bei *Hypholoma* angab [2]), und erzielt dann nach Verlauf von einigen Monaten leicht normale Fruchtkörper, wie sie in der Fig. 8 der Tafel 15, aus einem Oidium auf Pappelholz gezogen, dargestellt sind. So grosse Culturen längere Zeit steril zu erhalten, erfordert viele Mühe, man kann aber ebenso leicht auf kleineren Holzstücken dasselbe Resultat erreichen, wenn man für genügende Feuchtigkeit zu sorgen weiss.

Auch in der Natur kann man verfolgen, wie der Pilz zu fructificiren beginnt, wenn in der kälteren Jahreszeit die Risse und Spalten in Bäumen etc. sich weiter öffnen und Regen resp. Schneewasser die local inficirten Holztheile längere Zeit durchfeuchtet. In der Cultur sind die Pilze in jeder Jahreszeit erhältlich.

Es soll noch bemerkt werden, dass die Anzucht der Fruchtkörper auf Brot und Holz durch den Zusatz beliebiger gelöster Nährstoffe oder Nährstoffmischungen in nichts gefördert, oft aber geschädigt wurde.

Collybia velutipes ist der einzige holzbewohnende Hutpilz, dessen Cultur bereits einmal von den Franzosen Costatin und Matrudnot (Comptes rendus des sciences de l'académie des sciences, Tome 119, 1894, S. 752) in geschlossenen Glascylindern versucht worden ist. Sie gelangten dabei zu Fruchtkörpern von sehr kleinen Dimensionen und haben die Bedingungen ihrer normalen Ausbildung und rationellen Cultur nicht weiter verfolgt.

Diese Autoren geben auch an, dass die Cultur essbarer, holzbewohnender Pilze bereits in alten Zeiten bekannt gewesen ist, dass sie augenblicklich noch in Japan in grossem Maassstabe betrieben werde und hier einen bedeutenden Export zur Folge habe. Die über diese Zucht von holzbewohnenden Pilzen bekannt gewordenen Angaben seien aber ganz rohe und unbrauchbare Culturmethoden.

4. Ein pilzbewohnender Hutpilz.

Collybia tuberosa (Quelet).

(Tafel 16.)

Von allen Basidiomyceten, welche Brefeld cultivirt hat, besitzen drei kleine *Collybia*-Arten: *tuberosa, racemosa* und *conigena* die reichste und ausgesprochenste Oidienbildung.

Brefeld sagt darüber auf S. 59 des VIII. Heftes folgendes: „Die Reihenculturen von Oidien sind länger als sechs Wochen in der bekannten Art

[1]) Die Infection auf andere Hölzer ist nicht versucht worden.

[2]) Auch kann man inficirtes Brot übertragen.

fortgeführt, ohne dass es zur Bildung der wirklichen Mycelien kam. — Nehmen wir den Fall, dass die Culturen nicht von den Basidiensporen der *Collybia conigena* ihren Ausgang genommen hätten, sondern von Oidien, die zufällig an einer Stelle gefunden und zur Untersuchung herangezogen wären, so würde bei der endlosen Zergliederung die Annahme nahe gelegt sein, dass es sich hier um einen Organismus eigener Art handele, welcher gleich einem Spaltpilze in rhythmischer Folge fadig auswachse und sich zergliedere."

Ich habe nur eine Art, *Collybia tuberosa* Onclet, eingehend untersucht, sodass ich die Entwickelungsgeschichte dieser interessanten Form ausführlich berichten kann. Schon der Umstand, dass wir in dieser Art einen der höchstdifferenzirten Pilze vor uns haben, welcher auf nahe verwandten Pilzformen saprophytisch lebt, macht diesen Organismus zu einem interessanten Object biologischer Forschung.

Die Sclerotien [1]), welche im Herbst in faulenden Fruchtkörpern vieler Agaricinen gefunden werden, wurden in feuchten Sand gelegt, und nach 1½ Monaten konnte ich von den Hüten der ausgekeimten Fruchtkörper die Sporen rein auffangen und cultiviren. Das Ergebniss von Objectträgerculturen ist bereits von Brefeld eingehend beschrieben worden (l. c.). Ich habe die Oidien nun aber unter verschiedenen Bedingungen cultivirt und ihren Zerfall sowohl in festen durchsichtigen Substraten, als auch auf Pilzfruchtkörpern, ihrem natürlichen Substrate, genauer verfolgt. Die aus zahlreichen Culturen und Beobachtungen gewonnenen Resultate seien hier in kurzer Zusammenfassung mitgetheilt. Sie sind besonders desshalb von Interesse, weil die äussere Morphologie des Oidienmycels vollkommen übereinstimmt mit derjenigen der Bacterien, und weil man hier den Uebergang dieses Gestaltungstypus in denjenigen der höchsten Fadenpilze auf das klarste verfolgen kann.

Das Oidienmycel.

I. Die Formen des Zerfallsmycels.

1. Es zerfallen Fäden, die lang ausgewachsen und wiederholt verzweigt sind (Gestalt des Basidienmycels); sie kommen vor in älteren, sternförmigen Oidiencolonieen in Mistdecoct- etc. Agar-Agar.
2. Die Zerfallsfäden sind lang ausgewachsen und einfach verzweigt. Gleichfalls von Agar-Agar-Platten.
3. Es zerfallen Fäden, die lang ausgewachsen und unverzweigt sind. Auf Objectträgern.
4. Die Fäden der Mycelien sind noch kurz, da beginnt schon der totale Zerfall. Typischer Zerfall kleiner bis kleinster Mycelien. In allen Nährmedien. Gewöhnliches Zerfallsbild. (Fig. 1 u. 5.)

[1]) Sie wurden mir durch die liebenswürdige Vermittelung des Herrn Geheimrath Brefeld sowohl von Herrn Herpell aus St. Goar als auch von Herrn Kappenberg aus Münster übersandt; beiden Herren spreche ich hierfür meinen besten Dank aus.

5. Die Oidien wachsen zu einem sehr kurzen Faden aus, der sich nur noch in zwei Oidien theilt. In Nährtropfen, die bereits mit Oidien angefüllt sind.

II. Die Zerfallsstadien des Oidienmycels.

1. Die Fäden zerfallen centripetal in grössere Abschnitte. I. Zerfallsstadium. (Fig. 1.)
2. Die grösseren Abschnitte oder die Myeelien selbst zerfallen in kleinere Abschnitte. Mittleres Zerfallsstadium. Aus jüngeren Culturen auf Agar-Agar oder Hutpilzen. (Fig. 2.)
3. Die grossen und mittleren Abschnitte zerfallen in die Endglieder des Zerfalles. III. Zerfallsstadium. Typische gewöhnliche Oidien (Fig. 3.)

III. Die Gestaltsveränderung der Oidien.

1. Die typische rectanguläre Gestalt der Oidien. (Fig. 3.)
2. Die abgerundete, ovale Gestalt der Oidien (Conidienform); aus älteren Colonieen mit beendetem Wachsthum. (Fig. 4.)
3. Die sprossende Gestalt der Oidien (Hefeform); aus alten bacterienhaltigen Colonieen.

Abgesehen von den verzweigten Formen des Zerfallsmycels, in denen sich eine höhere Pilznatur kundgiebt, gleicht der Zerfall und die Gestaltsänderung der Oidien genau den entsprechenden Bildungen bei den Bacterien [1]). Es soll nicht unerwähnt bleiben, dass sich die Oidien mit Anilinfarben, wenn auch weniger leicht und intensiv als die Bacterien, färben lassen.

Wie das mikroskopische Zerfallsbild, so gleicht auch die makroskopische Erscheinungsform des Oidienmycels derjenigen der Bacterien: das ist die typische Colonieenbildung.

Die Oidiencolonieen.

Fig. 7 zeigt die Colonieenbildung auf Mistdecoct-Agar-Agar bei vereinzelter Oidienaussaat, zwölf Tage alt. Die Colonieen gleichen äusserlich vollständig Bacteriencolonieen. Wie eine Colonie zu Stande kommt, und wie sie bei 60facher Vergrösserung aussieht, das zeigt das Bild No. 6, in der Durchsicht photographirt. Aus dem Oidium der Aussaat entstand ein kleines Mycel, welches zerfiel, die einzelnen Oidien wuchsen wieder zu kleinen Mycelien heran, immer nach den Richtungen, die noch nicht von Mycelien durchwachsen sind; diese zerfallen dann wieder und so fort. So entstehen grosse Massen von Oidien, welche zusammenliegen und das colonieenförmige Aussehen bedingen. Wachsen einzelne Oidien zu längeren Fäden aus, so wird die Colonie unregelmässige Umrisse erhalten. Wenn die Colonieen älter werden, so können die Oidien derselben plötzlich länger auswachsen (Zerfallsform 1), bevor sie zerfallen, um sich dann wieder durch sehr kurzes

[1]) Vergl. z. B. die Zerfallsbilder von *Bact. merismopedioides* Zopf, *Bact. Zopfii* Kurth etc.

Auswachsen zu vermehren. So entstehen dicke Oidienstränge, die sich von der ursprünglichen Colonie strahlenförmig in das umgebende Nährmedium erstrecken und ihr ein sternförmiges Aussehen verleihen (Sterncolonieen)[1]). Je nährstoffreicher der Nährboden ist, auf dem die Colonieen sich bilden, um so regelmässiger und grossartiger ist der Zerfall. Wenn man auf der Oberfläche einer Agar-Agar-Platte, welche reich an gelösten Nährstoffen ist, Strichculturen von Oidien ausführt, dann erhält man hefeartige Oberflächencolonieen, wie sie die Fig. 8 veranschaulicht. Die aus einem Oidium auf der Oberfläche erwachsene Colonie hat eine regelmässig runde Gestalt mit vertieftem Centrum und aufgewölbtem Rande. Je näher die einzelnen Colonieen neben einander liegen, um so schneller treten sie mit einander in Berührung und verschmelzen zu einer gemeinsamen Colonie, deren Ursprung aus vielen Colonieen nach kurzer Zeit nicht mehr zu sehen ist. Die Gesammtheit solcher verschmolzener Colonieen bildet auf der Oberfläche der Agar-Agar-Platte eine dichte zusammenhängende Haut von ziemlich gleichmässiger Dicke. Sie ist auf der Oberfläche ganz glatt und scharf begrenzt, ihre Consistenz ist wachsartig. Bringt man ein kleines Stückchen dieser Oidienhaut in einen Tropfen Wasser, so zerfällt sie in tausende von Oidien, von den Formen der Fig. 2 u. 3.

Das Wachsthum dieser ziemlich gleichmässig dicken Haut findet anscheinend nur in der Flächenrichtung und andauernd statt, sodass die gekröseartige Faltung entsteht, welche dieser Bildung ihr charakteristisches Aussehen verleiht. Fig. 8.

Die Oidiencolonieen, welche bei oberflächlicher Aussaat auf den Pilzfruchtkörpern entstehen, gleichen durchaus denen auf den nährstoffreichen Agar-Agar-Nährplatten. Fig. 9 zeigt die einzelnen Oidiencolonieen auf den Lamellen und dem Fruchtstiele sterilisirter Fruchtkörper von *Collybia velutipes*, welche auf feuchtes Moos gelegt wurden, damit der Fruchtkörper andauernd und gleichmässig feucht bleibt. Fig. 10, dasselbe Culturbild stärker verkleinert, zeigt das Verschmelzen der Colonieen zu Oidienhäuten einige Tage später. Auch in Nährlösungen auf Objectglasculturen und in grösseren Flüssigkeitsmengen sieht man die Colonieenbildung, wenn die Gefässe vor Erschütterungen bewahrt bleiben.

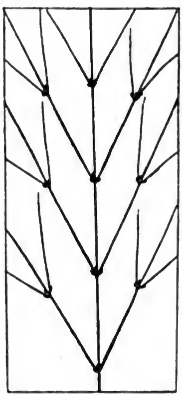
Das Basidienmycel.

Ganz plötzlich bedecken sich die Oidiencolonieen mit einem dichten Ueberzuge langer, weisser, schnallenführender Mycelien:

[1]) Die Entstehung dieser sternförmigen Colonieen ist so zu erklären, dass die Oidiencolonie die Nährstoffe der Umgebung an sich gezogen hat, und dass die dadurch entstehende Verdünnung der Nährlösung das Auswachsen der Colonie zu langen Fäden, welche dem Basidienmycel gleichen, bedingt hat. Sobald diese Fäden aber wieder in concentrirtere Nährschichten gelangt sind, beginnt der Oidienzerfall aufs neue. Siehe später.

sie wachsen zu Basidienmycelien aus und treten damit in ein neues morphologisches Stadium über. Dieses Stadium zeigt im Anschluss an Fig. 10 das Bild No. 11. Die Basidienmycelien wachsen nach allen Richtungen sowohl in die Pilzfruchtkörper und in das Moos hinein, als auch an die Oberfläche; doch verbreitern sie sich nicht weit über den Bezirk, welcher von den Oidiencolonieen besetzt ist; man kann frisch sterilisirte Fruchtkörper daneben legen, sie wachsen nicht oder nur sehr langsam hinein und haben hier also nicht die Functionen der Verbreitung zu erfüllen, welche dem Oidienmyceel zukam.

Dieses Basidienmycel, wie ich es bei allen von mir cultivirten grossen Basidiomycetenformen kennen gelernt habe, ist von den Oidienmycelien wie von den Mycelien der anderen Pilze, der Phyco- und Ascomyceten, typisch verschieden und durch das hierunter befindliche Schema charakterisirt.



Zumeist ist es ausgezeichnet durch den schnurgeraden Verlauf der einzelnen Fäden. Die Verzweigungen werden fast regelmässig opponirt angelegt und setzen in ziemlich gleichem und spitzem Winkel an die Hauptfäden an. Kurz oberhalb der Stelle, wo die opponirten Aeste ansetzen, befinden sich in der Regel die Schnallen. Es ist auf diese Weise jedem Mycelfaden seine Wachsthumsrichtung gleichsam vorgeschrieben, so dass eine totale Besiedelung fester Substrate, in denen keine gelösten Nährstoffe die Ausbreitungsrichtung beeinflussen, möglich ist. Auch entstehen keine Krümmungen, die der Leitung hinderlich sind. Die Anzahl der Verzweigungen eines Hauptfadens nimmt mit dem zeitlichen Fortschritt der Ausbreitung ständig zu in mehr oder weniger keilförmig verbreiterten Umrissen, entsprechend einem Segment desjenigen kreisförmigen Ausbreitungsbezirkes, welcher durch die Summe aller von einem Punkte sich ausbreitenden Mycelfäden total durchwachsen wird.

Ueber die Bedingungen, welche den Uebergang aus dem bacterienähnlichen Zustand in denjenigen der höheren Fadenpilze zur Folge haben, konnte ich nun Folgendes beobachten.

Niemals ging ein einzelnes Oidium oder wenige Oidien in den höheren Zustand über. **Aus jedem Oidium erwächst stets erst ein kleines Mycelium,** welches zerfällt, **aus jedem zerfallenen Mycelium wird eine Oidiencolonie.** Erst die Colonie, die Gesammtheit vieler Oidien, geht in den höheren Mycelzustand über. **Die Oidienbildung muss erst den morphologischen Charakter einer Colonie erreicht haben, bevor der Uebergang in das höhere Stadium erfolgt.** Die Colonieen können aber einen geringeren oder grösseren Umfang erreichen, bevor sie

in die höhere Form übergehen. Das auslösende Moment für diesen Uebergang möge aus den folgenden Versuchen ersichtlich werden:

1. Auf Objectträgern. Je concentrirter die Nährlösung ist, um so reichlicher ist die Oidienbildung, und das Auswachsen zum Basidienmycel erfolgt erst, wenn die Colonieenbildung einen dem Nährstoffgehalt der Lösung entsprechenden Umfang angenommen hat. Die beste Nährlösung für diese Beobachtungen ist Bierwürze mit etwas Zusatz von Pilzdecoct. (Tafel 16, Fig. 6 u. 7.)

2. In Reagensgläsern, welche etwa bis zu einem Drittel mit sterilen Nährlösungen in verschiedener Concentration angefüllt wurden (als Nährlösungen wurden verwendet: Bierwürze, Milchserum, Mistdecoct, Pilzdecoct, Holzauszug und Mischungen dieser Lösungen), ergab sich gleichfalls das übereinstimmende Resultat, dass die Oidienbildung um so reichlicher stattfindet (meist auch um so länger dauert), je concentrirter die Nährlösung ist. Die gebildeten Oidien und Oidiencolonieen befinden sich hauptsächlich am Boden der Flüssigkeit; sie bilden sich wohl zumeist an der Oberfläche, sinken aber zu Boden, sobald die Flüssigkeit erschüttert wird, während andrerseits die Basidienmycelien sich an der Oberfläche halten. Die Nährflüssigkeit, in welcher die Reinculturen der Oidien sich entwickelten, bleibt stets vollkommen klar. In Nährlösungen, welche arm an Kohlehydraten (also auch an aufnehmbaren Nährstoffmengen) sind, wie Mistdecoct und Pilzdecoct, findet nur geringe Oidienbildung und kein Auswachsen der Colonieen statt.

3. Auf festen künstlichen Nährsubstraten. Die Colonieenbildung in und auf festen Substraten ist bereits besprochen worden (Tafel 16, Fig. 1—4). Auch hier ist dasselbe zu beobachten, wie unter 2 und 3. Je nährstoffreicher das Substrat, desto reicher und anhaltender ist die Oidienbildung. Sie kann schliesslich das ganze Substrat ausfüllen, ohne dass ein Auswachsen erfolgt. (Tafel 16, Fig. 5.) Ist dagegen das Substrat sehr ungeeignet, dann findet wohl noch Oidienbildung, aber kein Auswachsen der Colonieen statt.

In Gelatinelösungen, welche nur anorganische Nährsalze enthalten, erfolgt die Bildung kleiner Colonieen, welche nicht mehr auswachsen können. Auch nach Zusatz von beliebigen Procenten Traubenzucker findet eine üppigere Oidienbildung und ein Auswachsen der Colonieen nicht statt, zum Beweis dafür, dass auch hier, ähnlich wie bei *Sporodinia,* die Gelatine als Stickstoffquelle eine ausgiebige Verwendung nicht finden kann. Dagegen wird die Gelatine bis zu einem Gehalt von 20% durch die Colonieen auf weite Strecken hin verflüssigt. Die Oidien besitzen daher in höherem Grade proteolytische Fermentwirkung.

Aus allen Versuchen geht hervor, dass als allgemeine Bedingung für die Ausbildung normaler Oidiencolonieen und für das Auswachsen derselben die genügende Ernährung anzusehen ist. In allen Fällen trat das Auswachsen

der Colonieen ein, sobald eine dem Gehalt der Nährlösung an aufnehmbaren Nährstoffen entsprechende Colonieenbildung stattgefunden hatte, und hieraus musste ich schliessen, dass es eine bestimmte Verdünnung der Nährlösung ist, welche auslösend für die Bildung der Basidienmycelien einwirkt.

Folgender Versuch scheint diese Auffassung zu bestätigen. Hebt man eine Oidiencolonie oder einen Theil derselben mit einem sterilen Messer vorsichtig ab und legt sie auf einen sterilen Gypsblock oder eine Thonplatte, welche mit Wasser oder sehr verdünnter Nährlösung getränkt sind, so findet alsbald das Auswachsen der Colonieen statt. Das Wasser oder die verdünnte Lösung wirkt hier, vermuthlich durch die Herabsetzung der Concentration [1]), als auslösender Reiz, denn wenn man die Colonie in concentrirte Nährlösung bringt, dann findet weitere Oidienbildung statt. Wenn aber die Verdünnung der Nährlösung die Entstehung des Basidienmycels auslöst, so ist anzunehmen, dass seine physiologische Function in der Aufnahme verdünnter Lösungen bestehe, und dass im Gegensatze hierzu das Oidienmycel concentrirte Nährlösung aufzunehmen habe. Es ist sehr einleuchtend, dass ein Mycel, welches total in einzelne Sporen zerfällt, concentrirtere Nährlösungen aufnehmen muss, wenn es sich die nutzlose Arbeitsleistung der Wiederausscheidung des Wassers ersparen will. In der Annahme, dass wir auch hier zwei Mycelformen von verschiedener Functionsweise bei demselben Organismus vor uns haben, werde ich vor allem bestärkt in dem gleichsinnigen Verhalten von *Sporodinia grandis* [1]), welche den gleichen Lebensbedingungen angepasst ist. Es würde also das Oidienmycel von *Collybia tuberosa* die morphologische Eigenart des vollkommenen Zerfalles in Oidien und der Coloniebildung, die physiologische Function der Aufnahme concentrirterer, leicht löslicher Nährstoffe und die biologische Aufgabe der Verbreitung einerseits und der schnellen Speicherung von Nährstoffen (im Kampfe mit Bacterien etc.) andrerseits besitzen.

Die Bedeutung des Basidienmycels werden wir aber erst im Folgenden genauer kennen lernen.

Das Stadium der Sclerotienbildung.

Sofort nach ihrer Entstehung treten die Basidienmycelien in ein neues (viertes) Entwickelungsstadium ein, welches unsern Pilz gleichfalls besonders auszeichnet, das ist die Bildung der Sclerotien.

Schon auf den Objectträgern kann man zugleich mit dem Auftreten der Basidienmycelien die sclerotischen Anlagen der Fruchtkörper entstehen sehen, welche in den feuchten Räumen der Glasglocken stielartig auswachsen. Die Anlage dieser Fruchtkörper geht ganz ähnlich von statten, wie es von Brefeld im 3. Hefte seines Werkes, S. 21 u. 22, für *Coprinus stercorarius*

---

[1]) R. Falck, Die Bedingungen und die Bedeutung der Zygotenbildung bei *Sporodinia grandis*. Cohns Beiträge zur Biologie, Band VIII, Heft II.

ausführlich beschrieben und auf der Tafel I und II abgebildet worden ist. Es treten an einzelnen oder mehreren benachbarten Fäden reiche Verzweigungen auf, mit zahlreichen Schnallen versehen und dicht an einander gelegen. Die Verzweigungen vermehren und verflechten sich zu dichten Knäueln, welche das jüngste Stadium der Fruchtkörperanlagen darstellen. Auf den Objectträgern sind alsbald sämmtliche Oidien verschwunden, sie sind alle zu Basidienmycelien ausgewachsen und haben ihre Inhaltsstoffe in diese entleert. Die Basidienmycelien haben verdünnte Lösung mit aufgenommen und sämmtliche Inhaltsstoffe der Oidien zum Aufbau der kleinen Fruchtkörperanlagen verwendet. Die Inhaltsstoffe der Oidiencolonieen sind mit Hülfe der Basidienmycelien zum Aufbau der Fruchtkörperanlagen verwendet worden. Diese wollen wir zunächst weiter verfolgen.

Die Bilder 12—15 führen die makroskopische Entwickelung der jungen Fruchtkörperanlagen auf ihrem natürlichen Substrate — den sterilisirten Fruchtkörpern von Hutpilzen[1]) — vor Augen. Die Aussaat erfolgte am 23. October 1900, am 2. December war die Colonieenbildung beendet und das Auswachsen zu den Basidienmycelien erfolgt. (Fig. 11.) Vier Tage später, am 6. December, wurden die feinen weissen Spitzen der jungen Anlagen sichtbar; diese wachsen an der Basis zu einem kugeligen Gebilde weiter, und wenige Tage später — Fig. 12 — haben die jungen Anlagen die typische Sclerotiengestalt angenommen, von der wir bei der Cultur ausgegangen waren. Es war daher zu erwarten, dass diese Gebilde sich noch vergrössern und zu den Sclerotien ausreifen würden. Nach weiteren vier Tagen, am 14. December, sah ich jedoch — Fig. 13, 14 —, wie die sclerotischen Anlagen sich streckten, wie die feine Spitze sich immer mehr scheibenartig verbreiterte, und wie schliesslich im Verlaufe von weiteren vierzehn Tagen die Fruchtkörper des Pilzes bis zur Vollendung ausgebildet wurden. (Fig. 16.)

Untersuchen wir jetzt die Fruchtkörper des *Agaricus deliciosus,* auf welchem die Entwickelung stattgefunden hat, so finden wir sie vollkommen ausgesogen und ihre Substanzen in die lebenden, sporenwerfenden Fruchtkörper von *Collybia tuberosa* umgewandelt. Von den Oidiencolonieen ist nichts mehr zu bemerken, auch die Basidienmycelien sind schon vergangen. Wie in den künstlichen Substraten, so hatte auch auf den Pilzfruchtkörpern die Bildung der Oidiencolonieen so lange stattgefunden, bis die leicht löslichen Nährstoffe resp. der grösste Theil derselben verbraucht waren. Sobald dann die Lösung die nöthige Verdünnung erreicht hatte, waren die Basidienmycelien entstanden, hatten Wasser oder wässerige Lösungen mit aufgenommen und die concentrirten Nährstoffe der Oidiencolonieen zu den von ihnen gebildeten Sclerotienanlagen heraufgeschafft. Die Sclerotien hatten das überflüssige Wasser in grossen Tropfen wieder ausgeschieden und waren unter den

[1]) Es wurden für diese Cultur die auf feuchtem Moos sterilisirten frischen Fruchtkörper von *Agaricus deliciosus* verwendet.

obwaltenden Bedingungen direct zu Fruchtkörpern ausgewachsen.. Für die physiologische Beurtheilung der morphologisch bereits charakterisirten Basidienmycelien ergaben sich somit folgende Anhaltspunkte:

1. Ihr besonderes Auflösungsvermögen für die widerstandsfähigsten pflanzlichen Aufbauproducte,
2. die Aufnahme verdünnter Lösungen, und
3. besonders auch ihr Leitungsvermögen (womit die Schnallenbildung voraussichtlich zusammenhängt).

Biologisch ist es unzweifelhaft diejenige Mycelform, die dem Land-, besonders Waldleben am meisten angepasst ist, und welcher hier im Haushalte der Natur die besondere Rolle zufällt, die unlöslichsten und am schwersten zerstörbaren Pflanzenreste zu entfernen. Verändert das Basidienmycel diese seine Functionen, so verändert es auch seine Gestalt[1]).

Culturen mit gleichem Erfolge wurden ausgeführt auf den sterilisirten Hüten von *Tricholoma equestre* und *Hypholoma fasciculare.*

Der Ausgang aller dieser Culturen beweist, dass wir bei *Collybia tuberosa* eine Sclerotienbildung von bestimmtem morphologischem Werthe vor uns haben, wie sie bisher von keinem andern Pilze bekannt geworden ist. Jedes Sclerotium von *Collybia tuberosa* ist die fertig gebildete und selbstständig gewordene Anlage für einen Fruchtkörper im Dauerzustand[2]). Dementsprechend ist an dieser sclerotisch gewordenen Fruchtkörperanlage der Ort des Auskeimens ein bestimmter; er beginnt stets an dem meist schnabelförmig zugespitzten Ende desselben, da wo die Hutanlage als kleine weisse Spitze (die sich später scheibenförmig verbreitert) schon in den ersten Entwickelungsstadien angelegt wurde.

Wir sahen ferner, dass unter den normalen Culturbedingungen der Sclerotienzustand ohne Ruhepause direct durchschritten wird, und dass die Fruchtkörperanlagen sich gleichsam durch den Sclerotienzustand hindurch zu ihrer normalen Form weiterentwickeln. Ich musste mir desshalb sagen, dass der Sclerotienzustand nur dann bestehen bleiben würde, wenn äussere Umstände, wie sie in der Natur eintreten können, die Weiterentwickelung behindern. In einer Reihe von Versuchen habe ich die Weiterentwickelung dadurch zu behindern gesucht, dass ich die ganz jungen Sclerotienanlagen der trockenen Zimmerluft aussetzte, indem ich die Culturgefässe nur mit sublimatisirtem Fliesspapier bebunden auf dem Tische eines geheizten Zimmers

---

[1]) In einigen Fällen konnte ich beobachten, wie einzelne Mycelfäden von *Collybia tuberosa* noch während der Oidienbildung lang auswuchsen und die Form des Basidienmycels annahmen, dann aber trotzdem in Oidien zerfielen (Sterncolonieen); auch habe ich eine oidienbildende Mycelform mit regelmässigen Schnallenbildungen beobachtet. Im allgemeinen lässt sich aussagen, dass das Basidienmycel, sobald es einmal gebildet ist, sich nie wieder in das Oidienmycel zurückführen lässt, wenigstens ist mir das nie gelungen.

[2]) Vergl. hierzu das Verhalten der Sclerotien von *Coprinus stercorarius*. Brefeld, Bot. Untersuchungen, III. Heft, 1877.

allmählich austrocknen liess. Natürlich waren auch hier die sterilisirten Fruchtkörper auf eine mehr als fingerdicke Schicht feuchten sterilisirten Torfmooses gelegt, um das Austrocknen ganz allmählich eintreten zu lassen. Es zeigte sich, dass unter diesen Umständen die Weiterentwickelung der Sclerotien in der That vollständig unterbleibt, dass sie sich dagegen allmählich braun färbten und zu Sclerotien ausreiften. (Fig. 12.) Die erhaltenen Sclerotien lösten sich leicht von der Unterlage ab, sie waren aber kleiner gebildet und schrumpften beim weiteren Eintrocknen etwas ein, sodass sie noch nicht als ganz normale Sclerotien, wie sie in der Natur gebildet werden, zu bezeichnen waren. Dort sind jedenfalls andere Umstände, Fäulniss, Kälte etc., an der Ausbildung des Sclerotienzustandes mit wirksam. Auch waren die Oidiencolonieen theilweise noch in dichten Schichten vorhanden, die eintretende Trockenheit hatte ihre weitere Betheiligung an der Sclerotienbildung behindert. Die so erhaltenen Sclerotien keimten jetzt nach einem Jahre ebenso zu sporenreifen Hüten aus, wie die natürlichen.

Wie wir nun auf der einen Seite die Sclerotienbildung fördern und fixiren können, so ist es auch andrerseits möglich, ihre Einschaltung bei der Fruchtkörperbildung in der Cultur mehr oder weniger zu verwischen. Das ist mir dadurch gelungen, dass ich die Oidien auf getränktem Brot cultivirte und Stücke des mit den Oidiencolonieen bedeckten Brotes von der ersten Cultur auf weitere sterilisirte wässerige Brotstücke übertrug. Es erfolgt alsbald das Auswachsen zu den Basidienmycelien, welche allseitig etwa 1 cm weit in das Brot hineinwuchsen und sich nicht weiter auf demselben verbreiteten. Nach einigen Tagen beginnt die Anlage der Fruchtkörper, welche sich sofort stielartig strecken, aber keine normalen Hüte ausbilden. Es kam mir jetzt noch darauf an, den Einfluss des Lichtes auf die Weiterentwickelung der sclerotischen Anlagen kennen zu lernen. Zu diesem Zwecke brachte ich Oidienculturen des Pilzes auf Fruchtkörpern von *Lactarius deliciosus,* in einen feuchten Raum eingeschlossen, in absolute Finsterniss (Dunkelkammer des Institutes). Sieben Wochen nach der Aussaat und fünf Wochen, nachdem die Cultur in die Dunkelkammer gestellt war, hatte dieselbe folgendes Aussehen: Die sclerotischen Anlagen waren alle richtungslos ausgewachsen, zum Theil sehr lang mit sclerotisch angeschwollener Spitze, zum Theil waren sie kurz geblieben und mit kurzen Seitenästen quirlig besetzt. Nach weiteren vierzehn Tagen in der Dunkelheit waren die Fruchtkörperstiele noch länger ausgewachsen, die quirligen Seitenäste hatten sich gleichfalls verlängert, und die Anlage der Hüte war vollständig unterdrückt geblieben. Die Versuche ergeben, dass die Sclerotien ohne Lichtwirkung in feuchter Luft sehr lang und richtungslos auswachsen, dass die Nährstoffe in die Spitze der Fruchtstiele wandern, sodass diese hier sclerotisch verdickt erscheinen, und dass die Ausbildung der Hüte vollständig unterbleibt[1]). Demgegenüber zeigt Fig. 16 die normale Hutbildung an dem in feuchter

---

[1]) Vergl. Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, III. Heft.

Luft lang ausgewachsenen Fruchtstiel eines gekeimten Sclerotiums bei Lichtzutritt.

Schliesslich sei hier noch einiges über die Bildung der Sclerotien nachgetragen. Es lassen sich hierbei drei Phasen unterscheiden:

1. Die ganz jungen Sclerotien bestehen, ähnlich wie die Fruchtkörperstiele verwandter Formen, aus parallel verlaufenden Fäden, welche nach aussen dichter, nach innen lockerer an einander schliessen.

2. Die parallelen Hyphen schliessen sich dichter an einander; sie gliedern sich in kurze, gegen einander geschlossene Zellen, welche sich mit milchigen Inhaltsstoffen prall anfüllen, verwachsen an vielen Stellen und verschieben sich gegen einander.

3. Die Gliederzellen verwachsen, vom Rande beginnend, nach innen fortschreitend, vollständig mit einander, schlagen den milchigen Saft unlöslich auf den Wandungen nieder und bilden schliesslich ein pseudoparenchymatisches Gewebe, wie es alle Sclerotien auszeichnet. Dieser Reifungsprocess dauert anscheinend sehr lange; noch nach Monaten waren im Centrum der Sclerotien die milchsafterfüllten Gliederzellen zu erkennen.

Zur Biologie von *Collybia tuberosa.*

Das eigenartige morphologische und physiologische Verhalten dieses Pilzes erklärt sich erst, wenn wir dasselbe mit seinen Lebensverhältnissen in Beziehung bringen. Da der Pilz ebenso wie *Sporodinia grandis* nur auf den Fruchtkörpern grösserer Pilze vorkommt, sich also denselben Lebensbedingungen angepasst hat, so können wir ihn am besten verstehen, wenn wir seine Organe und ihre Functionen mit denjenigen von *Sporodinia* vergleichen, welche bereits ausführlich beschrieben worden sind (l. c.).

Entsprechend den Sporangien und den Zygoten von *Sporodinia* wird auch bei *Collybia tuberosa* neben der Verbreitungsform der sporenwerfenden Hüte die Dauerform der Sclerotien angetroffen, welche bei den Basidiomyceten nur sehr selten vorkommt. Wie bei *Sporodinia* entwickelt sich auch hier aus der keimenden Dauerform die Verbreitungsform. Dort können aber beide Fruchtformen auch unabhängig von einander gebildet werden, hier geht die Anlage der Dauerform wenigstens pro forma stets der Bildung des Hutes voran, doch kann sie sich unmittelbar in diesen weiterbilden. Es sind die Witterungsverhältnisse selbst, welche die Bildung der beiderlei Formen auslösen; sind sie der weiteren Verbreitung des Pilzes günstig, so entstehen die Hüte, wird es aber kalt und trocken, so verbleibt die Fruchtkörperanlage in der Dauerform. Wir hatten nun in den Zygoten von *Sporodinia* die Fruchtform eines Myceliums kennen gelernt, welches im Stande ist, sehr concentrirte Nährlösungen aufzunehmen, sodass wir die Concentration in der letzteren als die Bildungsursache für diese Fruchtform ansprechen mussten, im Gegensatze zum Sporangienmyceel, welches sich in verdünnteren Lösungen entwickelte. Ebenso besitzt nun auch *Collybia tuberosa* zwei Mycelformen, welche auch morphologisch besonders charakterisirt

sind. Das typische Basidienmycel nimmt verdünnte Lösungen auf und besorgt den Aufbau der höheren Fruchtformen. Das Oidienmycel verbraucht concentrirtere Lösungen und dient nicht sowohl der weiteren Verbreitung als besonders der Nährstoffspeicherung. Es besitzt zu diesem Zwecke nicht bloss die physiologische Fähigkeit, concentrirtere Nährstoffe aufzunehmen, sondern auch die morphologische Befähigung zur Colonieenbildung, wodurch die Nährstoffe räumlich vereinigt bleiben. Werden die Colonieen in ihrer weiteren Entwickelung gestört, so können sie ganz nach Umständen der Verbreitung dienen oder sich in den Dauerzustand umwandeln. Dies letztere tritt gewöhnlich dann ein, wenn die Nährstoffe des Substrates erschöpft sind, oder wenn sie durch reichliche Feuchtigkeit (Regen etc.), welche das Substrat verwässert und auslaugt, die nöthige Verdünnung erfahren haben.

Die Oidiencolonie stellt daher eine Fruchtform des Oidienmycels dar, wie die Zygote als Fruchtform des Zygotenmycels aufzufassen ist. Erst das Basidienmycel führt die Oidiencolonie, deren Zellen nicht lange keimkräftig bleiben, in den langlebigen Sclerotienzustand über, der hier, in den Entwickelungsgang eingeschoben, dieselbe biologische Aufgabe zu erfüllen hat, wie die Zygotenform bei *Sporodinia*.

Dementsprechend besitzen hier die Sclerotien auch dieselbe Functionsweise wie diese. Sie keimen erst, wenn höhere Temperaturen und Feuchtigkeit wochenlang einwirken, und sind rechtzeitig zur Stelle, wenn die grossen Hutpilze, auf denen sie leben, gleichfalls in die Erscheinung treten. Da die Sclerotien wie die Zygoten in den Waldboden hineingerathen, so finden sie hier auch, wie diese, die nöthige Feuchtigkeit. Der Stiel, mit dem sie auskeimen, verhält sich ähnlich wie der Sporangienträger bei *Sporodinia*, er wächst in feuchter Luft lang aus und folgt der Richtung des Lichtes, er bildet aber seinen Hut allmählich erst unter der Einwirkung intensiveren Lichtes aus. So erhebt er sich stets eine grössere Strecke über den Waldboden und schleudert nun selbstthätig über acht Tage lang seine Sporen aus. Wie diese an ihren Bestimmungsort in die Hüte der grossen Pilze gelangen, darüber konnte ich keine sicheren Anhaltspunkte gewinnen; wahrscheinlich geschieht dies aber auch mit Hülfe der Thiere, welche dann auch die Oidien weiter verbreiten mögen.

Wir sehen hier, wie zwei Pilze von sehr verschiedener systematischer Stellung sich denselben Lebensbedingungen anpassen können, und wie sie für diesen Zweck ihre ganz ungleichwertigen Organe für die Verrichtung derselben biologischen Aufgaben mit sehr gleichartigen Functionsweisen versehen und entsprechend umgestalten können.

Die bisher gewonnenen Resultate gestatten die Beantwortung der wichtigsten Fragestellung (Seite 309) meiner Untersuchungen:

Die Oidienbildungen bei den Basidiomyceten [1]) des verschiedensten Stand-

[1]) Die Oidienbildung bei den Basidiomyceten erfolgt an den aus den Basidiensporen erwachsenen Mycelien, solange sie die Functionen und das Aussehen des

ortes sind zwar mehr oder weniger selbständige Entwickelungsglieder, sie gehen aber unter den geeigneten Bedingungen stets wieder in die höhere Fruchtform über.

Andrerseits bestätigen diese Untersuchungen die Auffassungen Brefelds, dass auch *Oidium lactis* ein solches Entwickelungsglied eines höheren Pilzes sein müsse. Die höhere Fruchtform aber kann entweder vollständig verloren gegangen sein, oder der Pilz kann die Fähigkeit, in diese höhere noch bestehende Form zurückzugehen, verloren haben, oder endlich, die höhere Fruchtform ist noch vorhanden und das *Oidium lactis* lässt sich noch in dieselbe zurückführen, aber es fehlt an der Kenntniss der Bedingungen, unter denen dies nur geschehen kann.

Nur die letztere Möglichkeit lässt sich experimentell entscheiden, und so komme ich zu der weiteren Aufgabe dieser Untersuchungen: „Lässt sich auch *Oidium lactis* nach einer Methode, welche die Ueberführung der Oidien der Basidiomyceten gestattet, in eine höhere Form zurückführen?"

5. Die Cultur von Oidium lactis (Fres.)[1].

(Tafel 17.)

Die Culturen von *Oidium lactis* wurden unter denselben Bedingungen auf denselben Nährböden ausgeführt wie diejenigen von den Basidiomyceten-Oidien.

Durchfeuchtete Stücke von Pappelholz, aufgeweichtes und auch mit den verschiedenen Nährlösungen getränktes Brot, Pferdemist und Kuhmist, und endlich verschiedene Pilzfruchtkörper wurden in geeigneter Weise sterilisirt und mit den Oidien des Pilzes geimpft. Diese Culturen wurden meist gleichzeitig mit den entsprechenden Culturen der Basidiomyceten-Oidien angesetzt. Sie sind aber bisher erfolglos geblieben.

Basidienmycels noch nicht besitzen. Sie ist morphologisch dadurch charakterisirt, dass die ausgewachsenen Fäden sich centripetal in einzelne Abschnitte total zergliedern, ohne dass diese sich hierbei nach Form und Grösse auffällig verändern. Die einzelnen Oidien haben dementsprechend zuerst rectanguläre, meist längliche Gestalt (sie runden sich aber später mehr oder weniger ab), sind leicht benetzbar und kurzlebig und wachsen, in Nährlösungen gebracht, an den ursprünglichen Trennungsflächen beiderseits sogleich weiter. Physiologisch ist das Oidienmycel, wenigstens da, wo es am auffälligsten in die Erscheinung tritt, durch den Verbrauch leicht löslicher und in aufnehmbaren und concentrirteren Verhältnissen befindlicher Nährstoffe gekennzeichnet, ohne besondere encymatische Fähigkeiten. Biologisch ist sie dadurch ausgezeichnet, dass Wachsthum und Fortpflanzung auf das einfachste und vollkommenste rhythmisch mit einander verknüpft erscheinen, sodass in kürzester Zeit sowohl ausgiebiges Wachsthum als auch ebenso bedeutende Fortpflanzung eintreten kann. Die Oidienbildung erreicht ihre vollkommenste Ausbildung dementsprechend in nährstoffreichen Flüssigkeiten und Substraten, die von den verschiedenartigen Organismen schnell verändert werden können. Die Verbreitung erfolgt nicht durch Verstäubung.

[1]) Das untersuchte *Oidium lactis* wurde von der Milch rein cultivirt.

Alle diese Substrate werden auch im Inneren von den Mycelien des Pilzes durchwachsen, doch ist dies dasselbe Oidienmycel, welches zerfällt und die Hohlräume im Inneren mit Oidien ausfüllt. So kann man im Pappelholze die Gefässe auf weite Strecken mit den Oidien angefüllt sehen, zumal wenn das Holz vorher mit einer Nährlösung getränkt wurde. Fig. 1 ist das Bild eines kleinen Astes von Pappelholz, der auf der Oberfläche die Ausbreitung des weissen Oidienmycels erkennen lässt, und dessen Leitbahnen zum Theil mit den Oidien angefüllt sind.

In Nährlösungen verschiedenster Concentration trat ebenfalls stets nur Oidienbildung ein, doch ist der Zerfall der untergetauchten Fäden zumeist ein unvollkommener. Uebertrug ich gut ernährte Mycelien aus concentrirteren Nährlösungen plötzlich in reines Wasser, so konnte auch hierdurch eine Aenderung der Fruchtform nicht ausgelöst werden. (Es bildeten sich hierbei oft Oidien von auffallender Grösse neben den gewöhnlichen aus; die Oidien wurden hier an den untergetauchten Fäden schliesslich auch endständig abgegliedert, wie es die Fig. 8 erkennen lässt, sodass längere Fadenparthieen inhaltsleer zurückbleiben.)

Um nun das morphologische Verhalten dieses Oidienmycels selbst mit demjenigen der übrigen Formen weiter vergleichen zu können, wurden entsprechende Culturen auf Agar-Agar angesetzt. Die Fig. 4 zeigt den Zerfall der Oidienfäden in einer Mistdecoct-Agar-Agar-Platte bei 60facher Vergrösserung. Es entspricht dieses Bild demjenigen der Oidiencolonie von *Collybia tuberosa* auf der Tafel 16, Fig. 6. Wir sehen, dass hier die Fäden viel länger auswachsen, bevor sie zerfallen, und dass sie den Charakter der Fadenpilze viel deutlicher an sich tragen, als es bei *Collybia tuberosa* der Fall ist. Aus diesem Grunde kommt bei *Oidium lactis* eine typische Colonieenbildung nicht zu Stande. Wie solche colonieenartige Bildungen von *Oidium lactis* auf der Oberfläche sehr nährstoffreicher Nährplatten (entsprechend den Bildern 8, 9, 10 der Tafel 16) bei sehr vereinzelter Aussaat aussehen, das zeigt das Bild Fig. 3. Diese Colonieen sind im Gegensatze zu denjenigen von *Collybia tuberosa* sehr gross, in der Mitte am dicksten und verflachen sich nach den Rändern hin allmählich. Wenn zwei Colonieen auf einander stossen, dann verschmelzen sie nicht so mit einander, dass man ihre ursprünglichen Conturen nicht mehr erkennen könnte, sondern die beiderseitigen Fäden stellen an der Berührungsstelle das Wachsthum ein, zerfallen und bilden längs der ganzen Berührungszone einen Wall zerfallener Oidienmycelien, der beide Colonieen wie ein gerader Strich von einander trennt. Sind beide Colonieen, bevor sie zusammentreffen, schon so gross geworden, dass der Raum auf der Nährplatte ein gemeinsames Wachsthum beider nicht mehr gestattet, so bekommen wir nach Analogie mit den Stärkekörnern echt zusammengesetzte Colonieen; wenn dagegen der Raum ein gemeinsames Wachsthum noch gestattet, so entstehen halbzusammengesetzte Colonieen. Auch eine Schichtung kommt dadurch zu Stande, dass die Fäden in rhythmischer Folge auswachsen und wieder zer-

fallen[1]). Die eigenartige, unregelmässig strahlige Zeichnung auf der Oberfläche der Colonieen rührt daher, dass die Fäden sich bei üppiger Ernährung strangartig vereinigen, und dass sie in diesem Zustande auf der Oberfläche zerfallen, wo ihre weitere Ernährung aufhört. Sobald die ursprünglich weissen Fäden zerfallen sind, benetzen sie sich mit Flüssigkeit, die sich capillar zwischen den zerfallenen Oidien emporzieht; die Colonieen haben alsdann ein durchfeuchtetes, glasiges Aussehen. Das zeigt Fig. 3, woselbst ein Theil der Colonieen des Pilzes auf einer sterilisirten Scheibe von *Daucus Carota* sich bereits verfeuchtet hat.

Auch das Aussehen und das Wachsthum der einzelnen Mycelfäden von *Oidium lactis*, wie es zuerst von Brefeld in den Landwirthschaftlichen Jahrbüchern (1876) „Ueber Gährung“ beschrieben und abgebildet wurde, stimmt mit keiner der entsprechenden Bildungen bei den Basidiomyceten überein. Die üppig ernährten Hauptfäden, welche sich auch zu Strängen vereinigen können, zeigen an der Spitze dichotome Gabelung. (Fig. 6.) Im übrigen charakterisirt sich die Verzweigung der Mycelfäden dadurch, dass unterhalb jeder Scheidewand dünnere und kürzere Seitenäste gebildet werden, die gewöhnlich früher als der Hauptfaden durch centripetale Zergliederung zerfallen. (Fig. 5.) Diese Seitenäste werden meist in einer Ebene einseitig und zweiseitig (wohl selten dreiseitig) angelegt. Sie sind es, welche z. B. auf der sauren Milch von den an der Oberfläche befindlichen Mycelsträngen aus in die Luft wachsen und das sammetartige Aussehen bedingen.

Wenn die Oidien längere Zeit in Flüssigkeiten liegen, die keine Nährstoffe enthalten und ein Auswachsen nicht gestatten, dann runden sie sich ab, wie es die Oidien von *Collybia tuberosa* gleichfalls thun, und ihr Inhalt geht in den Ruhezustand über, wobei sich grössere oder kleinere Fetttropfen im Inneren ausscheiden. (Fig. 9.)

Die vergleichenden Culturen von *Oidium lactis* haben ergeben, dass die Methoden, welche bei den hauptsächlichsten Vertretern der oidienbildenden Agaricinen den Uebergang in die höhere Fruchtform herbeiführen, bei *Oidium lactis* unwirksam sind, und dass das Wachsthum, die Verzweigung, die Colonieenbildung etc. sich abweichend verhalten von dem entsprechenden Verhalten des Oidienmycels der untersuchten Basidiomyceten.

Es bleibt daher jetzt nur noch übrig, um die letzte Fragestellung dieser Untersuchung (3, Seite 310) beantworten zu können, die Oidienbildungen der übrigen Pilzklassen, soweit sie durch die Untersuchungen früherer Forscher, besonders durch diejenigen Brefelds, bekannt geworden sind, in den Kreis dieser Untersuchungen hereinzuziehen. Da ich die Oidienbildung besonders der Ascomyceten als einen II. ergänzenden Theil diesen Unter-

[1]) Solche typische Colonieenbilder erhält man nur auf sehr nährstoffreichen Platten, wie sie durch Zusatz von Pepton zu den gebräuchlichen zuckerreichen Nährlösungen erhältlich sind.

suchungen später anzuschliessen gedenke, so will ich die bisher hierüber ausgeführten Beobachtungen nur ganz allgemein hier anführen, soweit sie für die Beantwortung der letzten Fragestellung nothwendig erscheinen.

Wie alle Fruchtformen der höheren Pilze, so leitet Brefeld auch die Oidienfructification schon von den Mucorineen ab, welche nach ihm den Ausgangspunkt der natürlichen Entwickelung der landbewohnenden Pilze darstellen. In der That findet sich ein oidienähnlicher Zerfall der Fäden bereits bei Chlamydomucorformen, wenn dieselben in zuckerreicher Nährlösung untergetaucht leben. Fig. 1 der Tafel 12 zeigt einen solchen Mycelfaden von *Chlamydomucor* in oidienartigem Zerfalle. Eine ähnliche Zergliederung finden wir beispielsweise auch bei den sog. Dematiumformen [1]), welche sich im übrigen durch die Vermehrungsform der Sprossconidien auszeichnen. Fig. 2 zeigt einen Faden von einer Dematiumform, welcher aus einer Spore lang ausgewachsen ist und sich in einzelne Abschnitte gliedert, von denen jeder selbstständig ist und kleine Sprossconidien abschnürt.

Sodann finden wir eine oidienartige Zergliederung bei Fäden, welche sich zu fruchtkörperartigen Gebilden vereinigen. Die rothen Früchte von *Calloria fusarioides* (Berk.) unter den Ascomyceten und die gleichen Bildungen bei *Dacryomyces deliquescens* (Bull.) unter den Basidiomyceten bestehen aus langen Fäden, welche sich oidienartig in einzelne Abschnitte zergliedern. (Fig. 3.) Diese Oidien keimen jedoch nicht wieder zu Mycelien aus, die gleichfalls oidienartig zerfallen, sondern fructificiren in einer andern Form, sofern man sie in Nährlösungen cultivirt.

Alle diese Bildungen haben natürlich zu *Oidium lactis* keine anderen Beziehungen als die der gleichen Entstehungsart durch nachträgliche Zergliederung ganzer Fäden in einzelne Abschnitte.

Eine besonders reichliche Oidienbildung findet sich nun noch bei einer hochdifferenzirten Familie unter den Ascomyceten, bei den Ascoboleen. Brefeld hat sie dort bei *Ascobolus denudatus* (Fr.) zuerst gefunden. Ich habe den Kreis der oidienbildenden Formen erweitern können und führe hier noch zwei Formen an: *Ascobolus furfuraceus* (Pers.) und *Ascobolus lignatilis* (Alb. et Schw.), welche besonders reiche Oidienfructification zeigen. *Ascobolus lignatilis* ist erst einmal und zwar auch hier in Schlesien von Albertini und Schweinitz gefunden worden. Sie ist die grösste und wohl auch am höchsten stehende Form in dieser Familie. Auf den verschiedenen Mistsorten bildet sie zuerst nur Oidien aus, die die Oberfläche ähnlich wie bei *Collybia velutipes* in dicken Schichten bedecken, überall leicht anhaften und der Verbreitung durch Thiere angepasst zu sein scheinen. Erst nach längerer Zeit, besonders wenn man den inficirten Mist auf Erde legt, erscheinen die Fruchtkörper, welche nun wochenlang bei der leisesten Berührung ihre Sporen explodiren

[1]) Eine Anzahl von solchen Formen mit deutlicher oidienartiger Zergliederung ist von Spieckermann und Bremer in Landw. Jahrbücher, XXXI. Bd., 1. Heft, beschrieben und abgebildet worden.

lassen. In Fig. 4 sind die Fruchtkörper, in Fig. 5 u. 6 einzelne Oidien in ihrer typischen Form (von sehr verschiedener Grösse) dargestellt. Die Oidien aller bisher untersuchten Ascoboleen bilden sich nur an den Luftfäden; in dem Substrat oder in dem Flüssigkeitstropfen auf dem Objectträger war eine Zergliederung niemals wahrzunehmen. Aus den Oidien lassen sich leicht wieder dieselben Mycelien mit Oidienfructification erziehen. Die Fruchtkörper entstehen etwas später, meist neben den Oidien.

Sowohl die charakteristischen Formen der Mycelien der Ascoboleen, als auch der Oidien sind mit den Bildungen von *Oidium lactis* nicht zu vergleichen.

Es bleiben jetzt nur noch zwei Pilzformen aus der Klasse der *Exoasci* übrig, welche durch besonders reichliche Oidienbildung ausgezeichnet sind. Die Oidien dieser Pilze keimen in Nährlösungen zu Mycelien, welche stets wieder total in Oidien zerfallen. Ich verdanke die eine dieser Formen einer Zusendung des Herrn Prof. Dr. Ludwig-Greiz, der diese Art zuerst gefunden, als *Endomyces Magnusii* lückenlos beschrieben und die systematische Stellung wie die Aehnlichkeit mit *Oidium lactis* sofort richtig erkannt hat [1]); die andere Form, *Endomyces decipiens* (Tul.), welche auf den Fruchtkörpern des Hallimasch vorkommt, habe ich leider vergebens gesucht. Bei beiden Formen sind typische Ascen gefunden worden, sodass ihre systematische Stellung ausser Zweifel steht [1 u. 2]). Den *Endomyces Magnusii* habe ich längere Zeit unter den gleichen Bedingungen wie *Oidium lactis* cultivirt, und ich habe stets nur die Fructification in Oidien und den totalen Zerfall der Mycelien, wie bei *Oidium lactis,* beobachten können. Auch die Grössenverhältnisse, das Wachsthum, die Verzweigungen und die Colonieenbildung haben mit den entsprechenden Bildungen von *Oidium lactis* noch die meiste Aehnlichkeit.

Ich kann daher die dritte und letzte Fragestellung meiner Untersuchung dahin beantworten, dass nach meiner Ueberzeugung *Oidium lactis* den Endomycesformen anzureihen und an dieser Stelle im Systeme unterzubringen ist, solange nicht positive Befunde eine andere Zugehörigkeit ausweisen.

---

[1]) F. Ludwig, Ueber Alcoholgährung und Schleimfluss etc. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1886, Protokoll der IV. Gen.-Vers., p. XVII—XXVII.

Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammt-Gebiete der Mykologie, IX. Heft, p. 124.

[2]) Neuere Untersuchungen von Wilhelm Holtz, Centralbl. für Bacteriol. 1901, S. 229, haben für die diesseitige Beurtheilung nichts Neues ergeben.

Nachtrag.

Es sei hier kurz vor Abschluss des Heftes noch nachgetragen, dass soeben (Mitte Juli 1902) normale Fruchtkörper von *Phlebia merismoides* Fr. auf Zweigstücken von Kirschbäumen 19 Monate nach der Infection mit Oidien aufgetreten sind. Die sterilisirten und dann inficirten Zweigabschnitte waren erst einige Monate auf feuchtem sterilisirten Sande in bedeckten Glasschaalen gehalten worden, wie es auf Seite 311 beschrieben wurde. Sie waren dann, myceldurchwachsen, im botanischen Garten an dieselben Astnarben der Kirschbäume befestigt worden, von welchen die zur Infection benutzten Aeste abgesägt waren.

Diese angenagelten Aststücke sind es, welche jetzt, nachdem sie 16 Monate den Einflüssen der Witterung ausgesetzt waren, zum Theil mit den Fruchtkörpern des Pilzes bedeckt erscheinen, während die noch in Glasschaalen befindlichen Culturen gleichen Alters zwar ganz vereinzelte kleine Fruchtkörperanlagen erkennen liessen, diese aber zu normalen sporenreifen Fruchtkörpern nicht weiter ausgebildet haben.

Es sei noch bemerkt, dass *Phlebia merismoides* in Schlesien bisher noch nicht beobachtet worden ist und eine nachträgliche Infection im Freien daher ausgeschlossen erscheint.

Erklärung der Abbildungen.

Die meisten Bilder sind aus Platten 9/12 cm. entnommen.

Tafel 12.

Fig. 1—3. Oidienbildung bei einer *Mucor, Dematium* u. *Dacryomyces*-Form.

Fig. 1. Ein Mycelfaden von ***Chlamydomucor racemosus*** aus Pflaumendecoct in oidienartiger Zergliederung. 200 : 1.

Fig. 2. Mycelfaden einer ***Dematium spec.*** in oidienartiger Gliederung. 200 : 1.

Fig. 3. Oidien aus der Oidienfrucht von ***Dacryomyces deliquescens.*** Bull. 200 : 1.

Fig. 4—6. *Ascobolus lignatilis* A. u. S.

Fig. 4. Fruchtkörper auf Pferdemist aus Oidien gezogen. Nat. Gr.

Fig. 5 u. 6. Oidien verschiedener Grösse von Mistculturen 250 : 1.

Fig. 7—10. *Phlebia merismoides* Fr.

Fig. 7. Mycelende, das später zur Oidienbildung übergeht. Vom Objectglas; Bierwürze-Cultur. 250 : 1.

Fig. 8. Die Oidienfructification an diesen Mycelien. Objectglas-Cultur. 250 : 1.

Fig. 9. Ein aus Oidien unter dem Deckglase gezogenes Mycelium, in grössere Abschnitte zergliedert. 200 : 1.

Fig. 10. Die höhere basidientragende Fruchtform. Nat. Gr.

Tafel 13. Mistbewohnende Basidiomyceten.

Fig. 1. ***Agaricus coprophilus*** Bull. auf sterilisirtem Pferdemist gezogen. Aussaat von oidienbildendem Mycel. Drei Monate nach der Aussaat. Verkl. 7 : 6.

Fig. 2. Das aus sechs Basidiensporen (die schwarzen eiförmigen Flecke des Bildes) in Mistdecoct erwachsene Mycelium mit den verknäuelten Seitenzweigen, die in kommaförmige Oidien zerfallen. Vergr. 250 : 1.

Fig. 3. ***Chalymotta campanulata*** L. wie Fig. 1 gezogen, fünf Wochen nach der Aussaat. Etwas verkl.

Fig. 4. ***Coprinus ephemerus*** Bull. auf einem Pferdeapfel. Wenig verkl.

Tafel 14. Hypholoma fasciculare Huds.

Fig. 1. Das Oidienmycel aus den Basidiensporen in Mistdecoct gezogen. Vergr. 250 : 1. Objectglascultur.

Fig. 2. Die einzelnen Oidien in Wasser vertheilt. Vergr. 250 : 1.

Fig. 3. Die Oidiencolonien auf einer Mistdecoct-Agar-Agar-Platte in Petrischer Schaale. Aussaat weniger Oidien. Vierzehn Tage alt. Etwas verkl.

Fig. 4. Das Basidienmycel des Pilzes und seine Ausbreitung auf Brot. Oidienaussaat. Theil einer Cultur in runder Glasschaale.

Fig. 5. Fruchtkörper von ***Hypholoma***, von e i n e m Oidium ausgehend, auf einem kleinen Stückchen Pappelholz gezogen; nach $1^1/_2$jähriger Lagerung in feuchtem sterilen Sande. Verkl. 2 : 1.

Fig. 6. Nach $1^1/_4$jähriger Incubationszeit auf einer grösseren Holzcultur erschienener Fruchtkörper. Verkl. 5 : 3. Infection von einem Oidium ausgehend.

Fig. 7. Die strangweise Ausbreitung des Basidienmycels von einem Punkte des Substrates aus in das umgebende feuchte Medium, auf einer Thonplatte fixirt. Aus einer grösseren Holzcultur. Verkl. 6 : 4.

Tafel 15. Collybia velutipes Curtis.

Fig. 1. Oidiencolonieen auf und in einer Mistdecoct-Agar-Agar-Platte; in dem noch flüssigen Nährboden wurden nur wenige Oidien vertheilt. Vierzehn Tage alt. Etwas verkl. Segment einer Plattencultur in Petrischer Schaale.

Fig. 2. Die ganze Oberfläche von dem zerfallenen Oidienmycel in flockigen Aggregaten mehlartig bestreut — bei reichlicher Oidienaussaat. Neun Tage alt. Sonst wie Fig. 1.

Fig. 3. Das Oidienmycel bedeckt ein Stück mit Nährlösung getränktes Pappelholz, welches in runder Glasschale auf feuchtem Moos liegt. Verkl. 5 : 4. Segment.

Fig. 4. Das Oidienmycel überzieht sterilisirtes Moos. Etwas verkl. Segment.

Fig. 5. Die Oidien einer in der Luft gebildeten Oidiencolonie in Wasser vertheilt. Vergr. 250 : 1.

Fig. 6. Normalgrosse Fruchtkörper, von einem Oidium ausgehend, auf einem Stückchen Brot gezogen, welches in feuchten sterilisirten Sand gelegt ist. Drei Monate nach der Aussaat auf das Brot. Verkl. 6 : 5.

Fig. 7. Fruchtkörperfamilien auf einem Stück Brot; bei Uebertragung bereits durchwachsenen Brotes. Die ganze Oberfläche des Brotes ist mit dem Oidienmycel schneeflockenartig bedeckt. Einen Monat nach der Uebertragung. Wenig verkl.

Fig. 8. Normalgrosse Fruchtkörper, aus Oidien auf einem Ast von Pappelholz gezogen, sechs Monate nach der Aussaat, September 1899. Verkl. 11 : 5.

Tafel 16. Collybia tuberosa Quelet.

Fig. 1. Mycelium, aus einer Basidienspore gezogen, total in grössere Abschnitte zerfallend. I. Zerfallsstadium. 250 : 1. Objectglascultur.

Fig. 2. Oidien aus jungen Colonieen von festem Nährsubstrat, in Wasser vertheilt. Mittleres Zerfallsstadium. 250 : 1.

Fig. 3. Oidien aus älteren Colonieen von festem Nährsubstrat. Letztes Zerfallsstadium. Normale Form. 250 : 1.

Fig. 4. Oidien aus ausgewachsenen älteren Colonieen. Abgerundete Form. 250 : 1.

Fig. 5. Kleinste Mycelien aus Oidien gezogen, bereits zerfallen. 250 : 1. Objectglas cultur.

Fig. 6. Oidiencolonie aus einem Oidium in Mistdecoct-Agar entstanden, bei 60facher Vergr. Aus einer Cultur in Petrischer Schaale. In der Durchsichht.

Fig. 7. Solche Oidiencolonieen auf einer Mistdecoct-Agar-Agar-Platte bei makroskopischer Betrachtung. Verkl. 5 : 4. Ausschnitt einer Cultur in Petrischer Schaale. Aufsicht.

Fig. 8. Oidienhaut (verschmolzene Strichkolonieen) auf der Oberfläche sehr nährstoffreicher Platten entstanden, Hefecolonieen ähnlich. Etwas verkl. Ausschnitt wie 6.

Fig. 9—14 sind Ausschnitte aus Culturen in runden Glasschaalen, entsprechend der Fig. 15.

Fig. 9. Oberflächliche Oidiencolonieen auf den Lamellen und dem Stiele der sterilisirten Fruchtkörper von *Collybia velutipes*. Auf feuchtem Moos. Zehn Tage nach der Aussaat. Verkl. 4 : 3.

Fig. 10. Die Oidiencolonieen derselben Cultur sich vergrössernd und mit einander verschmelzend, einige Tage später. Verkl. 7 : 4.

Fig. 11. Die Oidiencolonieen derselben Cultur wachsen zu Basidienmycelien aus, vier Tage später. Verkl. 8 : 5.

Fig. 12. Beginn der Sclerotienbildung, mehrere Tage später. Verkl. 6 : 4.

Fig. 13 u. 14. Die Sclerotien wachsen direct zu den Fruchtkörpern aus. Beginn der Hutbildung an dem bereits lang ausgewachsenen Stiele. Verkl. etwa 6 : 4.

Fig. 15. Sporenreife Hüte, dieselbe Cultur ca. 14 Tage später. Verkl. etwa 6 : 4.

Fig. 16. Reifer Fruchtkörper, aus einem Sclerotium ausgekeimt. Wenig verkl.

Tafel 17. Oidium lactis.

Fig. 1. Reincultur auf einem Ast von Pappelholz, der in feuchten Sand gestellt war. Verkl. 2,5 : 1.

Fig. 2. Vereinzelte Colonieen von *Oidium lactis* auf einer sehr nährstoffreichen Agar-Agar-Platte. Verkl. 6 : 5.

Fig. 3. Colonieen auf *Daucus Carota*, zum Theil verfeuchtet. Ausschnitt. Etwas verkl.

Fig. 4. Wachsthum und Zerfall der *Mycelien* in einer Mistdecoct-Agar-Agar-Platte bei 40facher Vergr. Ausschnitt einer Cultur in Petrischer Schaale. Durchsicht.

Fig. 5 u. 6. Mycelenden und ihre Verzweigung aus Bierwürzeculturen. 130 : 1 und 250 : 1.

Fig. 7. Einzelne Oidien, bereits abgerundet. 320 : 1.

Fig. 8. Oidienabgliederung am Ende von Fäden in Wasser. 320 : 1.

Fig. 9. Aeltere Oidien mit Oeltropfen aus Wasser. 320 : 1.

Die Zellmembran der Desmidiaceen.

Von **Dr. J. Lütkemüller.**

(Mit Tafel 18—20.)

In der umfangreichen Desmidiaceenlitteratur sind Arbeiten anatomischen und physiologischen Inhaltes überhaupt nur schwach vertreten, besonders selten aber bildete die Zellmembran und ihr Verhalten bei der Zelltheilung den Gegenstand genaueren Studiums. Seitdem 1858 de Bary [**4**] in seinem mustergiltigen Werke über die Conjugaten das Thema eingehend abgehandelt hatte, schien dasselbe vorläufig erschöpft und erst 25 Jahre später publicirte Fischer [**12**] einen kurzen Aufsatz über die Zelltheilung der Closterien. Bald darauf — 1885 und 1886 — erschienen zwei Arbeiten von Klebs [**16**, **17**] und 1888 die Inaugural-Dissertation von Hauptfleisch [**14**], welche zusammen die Grundlage der gegenwärtigen Kenntnisse über den Porenapparat und die Hüllgallerte bilden. Ebenso brachte Hauptfleisch auch werthvolle eigene Beobachtungen über das Verhalten der Membran bei der Zelltheilung. Drei kleinere Abhandlungen, die seither zur Veröffentlichung gelangten, beziehen sich auf einzelne Gattungen oder Arten; ich selbst [**18**] beschrieb den Porenapparat von *Closterium,* Senn [**28**] den Bau von *Oocardium stratum* und Schröder [**25**] die Poren und Gallerte von *Cosmocladium saxonicum.*

Zusammenhängende Untersuchungen über die feineren Structurverhältnisse der Zellmembran im engeren Sinne liegen bisher nicht vor, ebensowenig ein Versuch, die Ergebnisse der genannten Arbeiten für die Systematik zu verwerthen. Es wäre das auch schwer möglich gewesen, da die Angaben der Autoren für diesen Zweck zu unvollständig sind und überdies einander vielfach widersprechen.

Die eigenen Beobachtungen, welche die Grundlage der folgenden Arbeit bilden, begannen 1893 und beschränkten sich zunächst auf den Porenapparat; trotz vielfacher Unterbrechungen wuchs ihre Zahl allmählig an, während der beiden letzten Jahre trat das Studium der Zellmembran im engeren Sinne in den Vordergrund. Es wurden im Laufe der Zeit mehrere hundert Arten, welche sich auf nahezu sämmtliche Gattungen vertheilen, genau durchgeprüft[1]); ich glaube daher die Untersuchungen vorläufig abschliessen zu

[1]) Wegen Mangel von Material musste die Untersuchung der Gattungen Ancylonema, Genicularia, Streptonema und Phymatodocis unterbleiben.

können und halte die Mittheilung ihrer Ergebnisse nicht für verfrüht. Dieselben sollen zunächst den Nachweis liefern, dass die Familie der Desmidiaceen aus fünf Gattungsgruppen besteht, welche durch constante anatomische und physiologische Merkmale scharf von einander abgegrenzt sind. Einzelne der Beobachtungen dürften auch von allgemeinerem Interesse sein, insbesondere jene über den Porenapparat.

Den grössten Theil des Untersuchungsmaterials lieferten eigene Aufsammlungen von den Umgebungen des Attersees (Oberösterreich) und Millstättersees (Kärnthen), aus dem Selzthaler Moore (Steiermark), dem Böhmerwalde und den Teichen von Wittingau (Böhmen). Eine willkommene Ergänzung boten freundliche Zusendungen durch die Herren Pfeiffer von Wellheim, Schmidle, Schmula und Stockmayer, welchen dafür der beste Dank ausgesprochen sei.

Ueber die Untersuchungstechnik genügen wenige Bemerkungen. Wo es möglich war, frisches Material zu benützen, wurde meist zunächst der Zellinhalt durch Druck entleert und dann der Versuch gemacht, die verschiedenen Formelemente der Zellmembran distinct zu färben. Am besten bewährten sich als Färbungsmittel, besonders für den Porenapparat, wässerige Lösungen von Fuchsin, Methylviolett und Bismarckbraun, nachträgliches Zuleiten von essigsaurem Kali erhöhte fast immer die Schärfe der Färbungsbilder sehr wesentlich. Bei ganz kleinen Zellen, die eine Entleerung des Inhaltes durch Ausquetschen nicht gestatten, wurde zur Lebendfärbung gegriffen. Conservirtes Material ist in vielen Fällen ebenfalls benützbar; als Fixirungs- und Conservirungsmittel verdient besondere Empfehlung das von Pfeiffer v. Wellheim [24] angegebene Formolgemische[1]), in welchem auch die Hüllgallerte unverändert erhalten bleibt. Störend wirkt bei der Tinction von conservirtem Material die Mitfärbung des Zellinhaltes, der nicht entfernt werden kann.

Von einzelnen der grösseren Desmidiaceen wurden probeweise auch Mikrotomschnitte angefertigt, sie sind aber der umständlichen Vorbereitungen wegen äusserst mühsam herzustellen und nur selten brauchbar[2]).

Nähere Angaben über die Färbung von Porenapparat, Hüllgallerte und Zellhaut finden sich theils in den oben citirten Arbeiten von Hauptfleisch [14] und Lütkemüller [18], theils im Texte der vorliegenden Abhandlung.

Alle Beobachtungen verlangen nebst viel Sorgfalt und Geduld auch sehr leistungsfähige Mikroskope, da manche Details hart an der Grenze des noch

---

[1]) Dasselbe besteht aus gleichen Theilen von Formol, Holzessig und Methylalcohol.

[2]) Die Zellhautdicke der grösseren Desmidiaceen hält sich zwischen 0,8—2,2 μ, es soll daher die Dicke der Schnitte nicht mehr als etwa 1,5 μ betragen. Das lässt sich nur ausnahmsweise erreichen, auch wird die Membran der Zellen durch die Wasserentziehung vor der Einbettung in Paraffin häufig spröde und zerfasert sich beim Schneiden, oder sie quillt an den Schnitten nach Wasserzusatz ungleichmässig und es krümmt sich eine der Membranschichten über die andere.

deutlich Sichtbaren liegen. Es wurde daher bei der Untersuchung des Porenapparates und der Feststellung feinerer Structurverhältnisse der Zellhaut ausschliesslich der Zeiss'sche homogene 2 mm Apochromat von 1,40 Ap. mit den Compensationsocularen 2—8 in Verwendung gezogen.

Cosmariumtypus.

Der Aufbau der Zellmembran und die Vorgänge bei der Zelltheilung sind nicht für alle Desmidiaceen auf ein einheitliches Schema zurückzuführen, es lassen sich vielmehr fünf Typen unterscheiden, welche wesentlich von einander abweichen. Nach der Zahl der zugehörigen Gattungen und dem Artenreichthum der letzteren weitaus überwiegend ist jener Typus, in welchem die Differenzirung der Zellhaut die höchste Stufe erreicht hat. Derselbe umfasst die Gattungen *Pleurotaenium, Docidium, Triploceras, Cosmarium,* (incl. *Dysphinctium* und *Pleurotaeniopsis*), *Arthrodesmus, Xanthidium, Tetmemorus, Euastrum, Micrasterias, Staurastrum* (incl. *Pleurenterium*), *Cosmocladium, Oocardium, Sphaerozosma* (incl. *Spondylosium*), *Onychonema, Streptonema, Desmidium, Gymnozyga, Hyalotheca* und *Phymatodocis.* Weil unter den angeführten Gattungen *Cosmarium* nicht nur die artenreichste ist, sondern auch morphologisch als Centrum der ganzen Gruppe aufgefasst werden kann, so hielt ich den Namen Cosmariumtypus zur Zusammenfassung sämmtlicher hierher gehöriger Gattungen unter einer Bezeichnung für den passendsten.

Zellhaut und Porenapparat.

Unter den häufiger vorkommenden Arten sind *Tetmemorus granulatus* (Bréb.) Ralfs und *Cosmarium turgidum* Bréb. wegen ihrer Grösse und Gestalt sehr geeignete Objecte für das Studium der Zellmembran; eine dritte ebenfalls grosse Species, *Xanthidium armatum* (Bréb.) Rabenh., zeichnet sich durch die eigenartige Entwickelung des Porenapparates aus. Es sollen nun zunächst die drei genannten Arten bezüglich ihres Zellhautbaues genau beschrieben und mit dem so gewonnenen Schema die anderen zu demselben Typus gehörigen Desmidiaceen verglichen werden.

Untersucht man frische leere Zellen — Quetschpräparate[1]) — von *Tetmemorus granulatus* bei homogener Immersion und enger Blende des Abbé'schen Beleuchtungsapparates, so fallen zunächst in der blassgrauen

[1]) Das Ausquetschen geschieht am besten in der Weise, dass man etwas von dem Algenmaterial mit der Pipette auf den Objectträger bringt, mit dem Deckgläschen bedeckt und dann einen zweiten Objectträger so darüberlegt, dass der rechtsseitige Rand des Deckgläschens frei bleibt. Dieser wird mit dem Zeigefinger der rechten Hand festgehalten, während man mit dem Daumen der linken wiederholt und kräftig den oberen Objectträger gegen den unteren drückt und dann ersteren seitlich wegzieht. Nach Abtrocknung der Deckglasoberfläche leitet man zur Ausspülung des Zellinhaltes Wasser durch das Präparat und wiederholt nöthigenfalls die ganze Procedur, bis man aus einer genügenden Zahl von Zellen den gesammten Inhalt entfernt hat.

Grundsubstanz der Zellhaut in Flächenansicht feine, scharf markirte, dunkle Punkte auf, deren jeder von einem kreisrunden, lichten, fast glänzenden Hofe umgeben ist. Sie sind in Distanzen von 4—5 μ ziemlich regelmässig über die Fläche der Zellmembran vertheilt. Auch in den Zwischenräumen lassen sich dunkelgraue Punkte erkennen, welche, ungefähr 0,5 μ von einander entfernt und ebenfalls ziemlich regelmässig angeordnet, im Gegensatz zu den früher beschriebenen der lichten Höfe entbehren. Bei Einstellung von Randpartieen kann man nur eine radiäre Streifung der Zellhaut unterscheiden, weitere Details in der Regel nicht.

Leitet man eine verdünnte wässerige Fuchsinlösung durch das Präparat, bis die Zellhaut mässig, aber nicht zu intensiv gefärbt ist und spült dann mit essigsaurem Kali (der officinellen Lösung) nach, so erscheint die Zellhaut blassroth, die am ungefärbten Präparat dunkelgrauen Punkte treten, distinct und tiefroth gefärbt, ausserordentlich deutlich hervor, die lichten Höfe, welche eine Anzahl der Punkte umgaben, sind nunmehr ebenfalls intensiv roth gefärbt und zeigen scharfe Umgrenzung. (Tafel 18, Fig. 3.)

Bei Einstellung einer Randpartie sieht man zunächst, dass die Zellhaut aus zwei Schichten besteht, aus einer äusseren, stärker contourirten, blassroth gefärbten und einer inneren, etwas schmäleren, glashellen Schicht, welche den Farbstoff nicht aufgenommen hat. Die Zellhaut wird ihrer ganzen Dicke nach, in Distanzen von 4—5 μ, quer durchzogen von tiefroth gefärbten feinen Fäden, welche an der Innengrenze der inneren Zellhautschicht mit einer kleinen linsen- oder zwiebelförmigen Anschwellung beginnen und in ihrem Verlaufe durch die äussere Zellhautschicht von einem röhrenförmigen, mässig intensiv gefärbten Mantel umgeben sind. Diese dunkelrothen Fäden stellen den Inhalt der Porenkanäle dar, sie wurden von Hauptfleisch Porenfäden benannt. Für die inneren Anschwellungen der Porenfäden, welche merkwürdigerweise bisher von allen Beobachtern übersehen wurden, scheint der Name Porenzwiebeln nicht unpassend. Zwischen den Poren sieht man feine, dunkelrothe Fäden von durchaus gleichmässiger Dicke, welche die äussere Zellhautschicht allein durchqueren und ungefähr 0,5 μ von einander entfernt sind; sie sollen weiterhin als Stäbchen bezeichnet werden, die röhrenförmigen Hüllen der Porenkanäle, die ebenfalls nur der äusseren Membranschicht angehören, als Porenmäntel[1]). (Tafel 18, Fig. 1, 2.)

---

[1]) An sehr dünnen Querschnitten der Zellhaut, welche mittelst Mikrotoms angefertigt und in gleicher Weise, wie soeben beschrieben, mit Fuchsinlösung und essigsaurem Kali behandelt wurden, erkennt man bei *Tetmemorus granulatus* und noch besser bei *Cosmarium turgidum* an den Porenfäden ein weiteres Detail, das an Quetschpräparaten gewöhnlich nicht so deutlich zum Ausdruck kommt. Die Porenfäden zeigen nämlich an der Grenze zwischen innerer und äusserer Zellhautschicht, noch im Bereiche der ersteren, eine becherförmige Anschwellung, welche der Basis des Porenmantels unmittelbar anliegt. Auch nach Behandlung ungefärbter Schnitte mit Cuprammoniumoxyd ist diese Anschwellung gut sichtbar.

Bei Verwendung von Methylviolett als Tinctionsmittel ist das Färbungsbild nach Einwirkung von essigsaurem Kali etwas anders. Die Porenfäden und Porenzwiebeln erscheinen dunkelviolett und scharf umgrenzt, dagegen lassen sich in der blassviolett gefärbten äusseren Zellhautschicht weder Stäbchen noch Porenmäntel erkennen.

Cosmarium turgidum zeigt, in gleicher Weise mit Fuchsin und essigsaurem Kali behandelt, im allgemeinen dieselbe Structur von Zellhaut und Porenapparat, wie *Tetmemorus granulatus*, nur stehen die Poren dichter, etwa 1,5 μ von einander entfernt, und es bleibt zwischen je zwei Poren nur für ein, höchstens zwei Stäbchen Raum. Porenmäntel sind vorhanden, ebenso Porenzwiebeln und -fäden; letztere endigen aber an der äusseren Zellhautfläche mit einer kleinen knopfförmigen Anschwellung, Endknöpfchen nach Hauptfleisch. Die Zellen von *Cosmarium turgidum* werden auch von einer schmalen Gallerthülle umkleidet, welche aus kurzen, prismatischen Gallertstäben zusammengesetzt ist, deren Seitenflächen einander unmittelbar berühren. Jedes der Gallertprismen sitzt einem Porus auf; bei entsprechender Färbung, welche die Grenzen hervortreten lässt, ohne stärkere Contraction hervorzurufen, erscheinen die Prismen in Draufsicht als Polygone, in der Längsansicht dagegen als Quadrate. (Tafel 18, Fig. 4—6.) Bei Zusatz concentrirter Fuchsinlösung ohne Verwendung von essigsaurem Kali retrahiren sich die Gallertprismen unter zunehmender Färbungsintensität vollständig auf die Endknöpfchen der Poren.

Bei *Xanthidium armatum* ist die Gestalt der Zelle für das Studium des Porenapparates und der Zellhautstructur weniger günstig, immerhin lassen sich aber die beiden Zellhautschichten, ferner Porenzwiebeln und -fäden nachweisen, letztere im Bereiche der äusseren stäbchenführenden Zellhautschicht von Porenmänteln umgeben. (Tafel 18, Fig. 7.)

Ein auffällig verschiedenes Bild bieten dagegen Hüllgallerte und Endknöpfchen dar, doch ist es zweckmässig, zum Studium dieser Gebilde, welche durch das Quetschen des Präparates leicht abgesprengt werden, lebendes Material direct ohne Entleerung des Zellinhaltes zu färben. Dort, wo die Porenfäden die Zellhautoberfläche erreichen, findet man bei *Xanthidium armatum* nicht rundliche Endknöpfchen, sondern langgestreckte, keulenförmige oder gewürznelkenähnliche, relativ grosse Gebilde, welche weit in die Hüllgallerte hineinragen. Nicht selten kann man diese Endnelken schon in ungefärbtem Zustande sehr deutlich und scharf begrenzt ausnehmen, besonders wenn nach Ausschaltung des Abbé'schen Condensors bei stark verengter Irisblendung mit dem Planspiegel beleuchtet wird, meist aber ist der Brechungsunterschied zwischen der Hüllgallerte und den Endnelken nur gering und es müssen die letzteren durch Anilinfarben tingirt werden, wenn man klare Bilder derselben erhalten will. Auch hier erweist sich die Fuchsinlösung als das beste Färbungsmittel.

Die Länge der Endnelken hält sich zwischen 4—7 μ, die Breite beträgt an der Basis 1—1,7 μ, an den verdickten Enden 2—2,7 μ; die Gestalt

ist sehr verschieden, häufig der einer Gewürznelke ähnlich, im unteren Theil cylindrisch, gegen das Ende verbreitert und dann plötzlich zusammengezogen, das Ende selbst einen rundlichen Knopf oder kurzen Cylinder bildend. Oft aber finden sich statt einer einzigen Anschwellung deren mehrere oder das ganze Gebilde ist einfach keulenförmig. Einige der häufigeren Formen sind in Tafel 18, Fig. 8—14, abgebildet. Mag nun die Gestalt der Endnelken wie immer sein, stets findet man nach der Färbung in denselben einen der ganzen Länge nach axial verlaufenden schmalen farblosen Streifen, der wohl als Centralkanal aufgefasst werden muss. Er ist übrigens auch in ungefärbten Endnelken als feiner, heller Streifen kenntlich.

Die Gallerthülle, welche die Zellen von *Xanthidium armatum* umgiebt, ist meist stark entwickelt und besteht aus radiär angeordneten Prismen mit polygonaler Basis, deren Seiten sich unmittelbar berühren. Jedes der Prismen correspondirt mit einem Porus und schliesst eine Endnelke ein.

In der Zellmembran von *Tetmemorus granulatus, Cosmarium turgidum* und *Xanthidium armatum* lassen sich somit zwei Schichten oder Lamellen von verschiedener Beschaffenheit unterscheiden; die Innenschicht ist structurlos, die äussere besteht aus einer Grundsubstanz, in welcher röhrenförmige, die Porenkanäle umgebende Porenmäntel und fadenförmige Stäbchen eingelagert sind. Die Porencanäle durchbohren beide Zellhautschichten und enthalten Gebilde, die in Ermangelung eines passenderen Ausdruckes als Porenorgane bezeichnet werden sollen. Die Bestandtheile der Porenorgane sind die inneren Anschwellungen oder Porenzwiebeln, ferner die Porenfäden und die äusseren Endanschwellungen oder Endknöpfchen, beziehungsweise Endnelken. Hüllgallerte mit Prismenstructur, wie sie sich bei *Cosmarium turgidum* und *Xanthidium armatum* vorfindet, mag den Namen Prismengallerte führen.

Der Versuch, die chemische Natur der einzelnen Zellhautbestandtheile festzustellen, erschien wohl aussichtslos, es wurden aber doch wenigstens einige mikrochemische Reactionen zur Orientirung über das Vorhandensein und die Vertheilung von Körpern der Cellulosegruppe, von Pectinstoffen und Proteinkörpern, vorgenommen.

Jodjodkalium und Schwefelsäure ruft an leeren Zellhäuten von *Tetmemorus granulatus, Cosmarium turgidum* und *Xanthidium armatum* tiefblaue Färbung hervor, welche zunächst auf die innere Zellhautschicht sich beschränkt, während die äussere einen viel helleren Farbenton zeigt. Nach längerer Zeit, oft erst nach 24 Stunden, wird auch die Aussenschicht tiefblau. Die Porenmäntel erscheinen als farblose Lücken in der blauen Grundsubstanz. Nimmt man die Reaction an Mikrotomschnitten vor, so werden auch die Stäbchen in Draufsicht als farblose Punkte erkennbar, an Querschnitten der Zellhaut kann man feststellen, dass die ganzen Porenorgane farblos bleiben.

Das gleiche Bild in violettrothem Farbenton liefert die Behandlung von Quetschpräparaten oder Schnitten mit Chlorzinkjod, doch bleibt bei

ersteren auch nach langer Einwirkung des Reagens die Aussenschicht der Zellhaut blasser gefärbt als die innere.

Cuprammoniumoxyd (frisch bereitetes, wirksames Reagens) verursacht bei allen drei Species eine sehr starke, unregelmässige Quellung der inneren Zellhautschicht, die äussere bleibt bei *Cosmarium turgidum* und *Xanthidium armatum* nach vierstündiger Einwirkung des Reagens (unter häufigem Nachleiten desselben) fast unverändert; sie wird etwas aufgehellt und es treten die Stäbchen und Porenmäntel sowie die Porenorgane ausserordentlich scharf hervor. Bei *Tetmemorus granulatus* quillt die Aussenschicht stärker und erscheint im Randbilde gekerbt, Stäbchen, Porenmäntel und Porenorgane bleiben auch hier intact und in grösster Deutlichkeit erkennbar.

Anilinsulfat lässt sämmtliche Bestandtheile der Zellmembran ungefärbt, Kalilauge bringt sie zum Quellen, concentrirte Schwefelsäure löst sie rasch und vollständig auf.

Proteinkörper scheinen zu fehlen, wenigstens gab die Prüfung mit Jodjodkalium, Salpetersäure, Millons Reagens sowie gelbem Blutlaugensalz und Eisenchlorid ein durchaus negatives Resultat. Negativ war auch das Ergebniss der Proben auf Pectinstoffe mit Rutheniumroth [1]).

Es setzt sich somit die Zellmembran aus cellulosehaltigen und cellulosefreien Bestandtheilen zusammen; cellulosefrei sind die Porenorgane, die Stäbchen und Porenmäntel, cellulosehaltig die innere Zellhautschicht und die Grundsubstanz der äusseren. In letzterer scheint ausserdem ein Körper vorhanden zu sein, welcher das Zustandekommen der Cellulosereaction verzögert und erschwert, ebenso auch die grosse Widerstandsfähigkeit gegen Cuprammoniumoxyd bedingt. Die cellulosefreien Porenorgane, Stäbchen und Porenmäntel stimmen unter einander und mit der Prismengallerte in dem starken Speicherungsvermögen für bestimmte Anilinfarbstoffe überein; ihre chemische Constitution ist zweifelhaft, möglicherweise bestehen alle diese Gebilde aus Gallerte.

In der Abhandlung von Hauptfleisch [**14**, p. 69] wurde die Annahme vertreten, dass der Inhalt der Porenkanäle aus Protoplasma bestehe, welches mit dem Protoplasma des Zellinneren unmittelbar zusammenhänge. Die Unrichtigkeit dieser jetzt allgemein verbreiteten Ansicht lässt sich leicht erweisen. Zunächst speichert der Poreninhalt Anilinfarbstoffe, insbesondere Fuchsin, Bismarckbraun und Methylviolett viel stärker, als das durch Protoplasma geschieht, ferner bilden die Porenzwiebeln, welche den genannten Autoren unbekannt blieben, geradezu einen Abschluss gegen das Protoplasma des Zellinneren. Die Porenzwiebeln sind aber kein Kunstproduct; nicht selten kann man sie an lebenden Zellen schon in ungefärbtem Zustande erkennen, besonders an den Zellenden grösserer Pleurotaeniumarten, wo sie als helle, schwach umgrenzte, rundliche Körner erscheinen, welche der

[1]) Sie wurden nicht an frischen Zellen vorgenommen, sondern an fixirtem Material und Mikrotomschnitten von solchem, ihr Resultat ist daher nicht verlässlich.

Innenfläche der Zellmembran anliegen, umspült von der Protoplasmaströmung. Bei vorsichtiger Färbung mit Methylviolett werden die Porenfäden sammt den Zwiebeln tingirt, während die Strömung des Protoplasma fortdauert und dieses lange farblos bleibt. Porenfäden und -zwiebeln kann man ferner ganz regelmässig an leeren Membranhälften abgestorbener Zellen nachweisen, die schon lange im Wasser macerirt waren, ebenso mitunter an den leeren Zellhauthälften, welche manchen Zygoten anhaften. Im letzteren Falle wurde durch einen physiologischen Act der gesammte Zellinhalt, also auch das Protoplasma, entleert. Plasmolysirt man lebende Zellen von *Tetmemorus granulatus* durch Zuckerlösung, so zieht sich der Protoplasmaschlauch vollkommen gleichmässig mit glatter Oberfläche von der Zellmembran zurück; an der Innenfläche der letzteren lassen sich dann die Porenzwiebeln in ungefärbtem Zustande sehr deutlich unterscheiden. Die Lebendfärbung solcher Zellen zeigt, dass trotz der Plasmolyse sämmtliche Porenkanäle von Porenfäden ausgefüllt sind und nicht eine einzige Porenzwiebel fehlt.

Nicht bei allen Desmidiaceen, welche dem Cosmariumtypus zuzurechnen sind, finden sich sämmtliche Bestandtheile der Zellhaut in gleicher Weise entwickelt vor, wie bei den als Beispiele gewählten drei Arten. Die beiden Zellhautschichten sind constant vorhanden, wenigstens liessen sie sich bei den vielen diesbezüglich geprüften Arten aller hieher gehörigen Gattungen nachweisen, bald direct, bald durch Färbung oder durch die Cellulosereaction mit Jod und Schwefelsäure sowie mit Chlorzinkjod. Wie früher erwähnt, wird durch die genannten Reagentien für Cellulose die innere Zellhautschicht meist viel rascher und intensiver gefärbt als die äussere.

Stäbchen in der äusseren Zellhautschicht kommen verhältnissmässig selten vor; ich fand sie bei *Tetmemorus granulatus* und *laevis*, bei *Cosmarium connatum*, *granatum*, *pachydermum*, *perforatum*, *pseudoconnatum*, *smolandicum*, *Xanthidium armatum*, sowie bei einzelnen Arten von *Micrasterias* und *Staurastrum*. Auch die Porenmäntel lassen sich nicht häufig nachweisen; ihr Vorkommen scheint an solche Species gebunden zu sein, welche Stäbchen besitzen.

Die Oberfläche der Zellmembran ist entweder eben oder mit Excrescenzen in Form von Warzen, Klammern, einfachen oder getheilten Stacheln versehen. Die Warzen stellen bald Verdickungen der Zellhaut, bald Ausstülpungen derselben dar; ob im ersteren Falle nur die Aussenschicht verdickt sei, konnte ich nicht feststellen. Die Stacheln, einfache wie getheilte, fand ich an erwachsenen Zellen niemals hohl, stets liess sich durch Jod und Schwefelsäure die Innenschicht der Zellhaut in denselben als centraler Strang nachweisen. Ebenso verhalten sich die Klammern von *Sphaerozosma vertebratum* und *Onychonema filiforme*.

Viele Arten der Gattung *Euastrum* zeigen eigenthümliche trichterartige Einziehungen der Zellhaut, scrobiculi, welche wegen ihrer constanten Zahl und Vertheilung bei bestimmten Arten und Varietäten von den Systematikern als Unterscheidungsmerkmal verwerthet werden. Nach Einwirkung von Jod

und Schwefelsäure bläuen sich diese Trichter viel rascher und intensiver als alle anderen Partieen der Zellhaut, was die Vermuthung nahe legt, dass hier die dichtere Aussenschicht entweder fehle, oder ein der Innenschicht gleiches Gefüge besitze.

Bei den Desmidiaceen des Cosmariumtypus bildet die Zellmembran nicht ein ununterbrochenes Ganze, sondern sie besteht, wie Hauptfleisch nachwies, aus zwei gleichwerthigen getrennten Schalstücken, welche, ähnlich wie die Schalen der Diatomaceen, mit zugeschärften Rändern einander umfassen. An lebenden Zellen ist der Zusammenhang ein fester und es wird selbst durch kräftigen Druck keineswegs sicher die Lösung der Verbindung erreicht. Leichter lassen sich die Zellhauthälften nach Einwirkung von Reagentien (Alcalien, Chromessigsäure etc.) trennen, am leichtesten aber an abgestorbenen Zellen, die eine Zeit lang im Wasser macerirt wurden. Solange die Zellen lebenskräftig sind, tritt spontan nur bei den physiologischen Acten der Zelltheilung und der Conjugation eine Lösung des Zusammenhanges der Zellhauthälften ein. Die Verbindungsstelle der beiden Schalen ist äusserlich durch eine mehr oder weniger tiefe ringförmige Einschnürung markirt, im Inneren liegt an dieser Stelle der Zellkern. Es wurde schon von Hauptfleisch hervorgehoben, dass eine schmale Zone der Zellmembran unmittelbar am freien Rande der Schalen stets porenfrei sei; durch Anilinfarben wird diese Zone, in welcher auch Stäbchen niemals nachweisbar sind, meist intensiver gefärbt als die übrige Zellhaut. Sie giebt bei *Tetmemorus granulatus, laevis* und *Brébissonii* auffallenderweise keine deutliche Cellulosereaction. Nach Einwirkung von Jod und Schwefelsäure auf ganze Zellen von *Tetmemorus* bleibt in der Zellmitte ein breites Band vollkommen farblos oder nimmt nur einen schwach bläulichen Ton an, während die Zellhaut im übrigen tiefblau wird. In der Mitte des farblosen Bandes verläuft jedoch rings um die Zelle ein sehr schmaler, tiefblau gefärbter Streifen. Das gleiche Verhalten zeigt die Mittelzone gegen Chlorzinkjod; Cupramnoniumoxyd ruft bei mehrstündiger Einwirkung nicht die geringste Quellung hervor, die Contouren bleiben vollkommen scharf. Bei mehreren Arten verschiedener Gattungen tritt jedoch im Gegensatz zu *Tetmemorus* die Cellulosereaction an der Verbindungsstelle der Zellhälften früher und stärker ein als an der übrigen Zellhaut.

In der Gattung *Pleurotaenium* wird die Verbindungsstelle der Zellhauthälften durch eine Verdickung der Zellmembran markirt, welche als farbloser oder braun gefärbter Ringwulst rings um den Isthmus verläuft und besonders bei grösseren Arten auffällt. Der Ringwulst besteht aus dem nach auswärts gekrümmten übergreifenden Rande der einen Zellhauthälfte, während der untergreifende Rand der zweiten wie gewöhnlich zugeschärft ist. (Tafel 19, Fig. 2.) An dem letzteren gelangt jedoch der Ringwulst zur Ausbildung, sobald eine Zelltheilung eintritt und noch bevor das Wachsthum der jungen Zellhälfte beendet ist.

Die Längsfalten an der Basis der Zellhälften von *Docidium baculum*

Bréb. bilden sackförmige Ausstülpungen der Membran. Sie sind in den beiden Hälften einer Zelle alternirend gestellt und greifen, da sie sich mit jenen der Gegenseite berühren, zahnartig in einander. In die schmalen Furchen zwischen den Falten ist der basale Porenkranz eingebettet. (Tafel 19, Fig. 1.)

Das Verhalten der beiden Membranschichten an der Zusammenschlussstelle der Schalstücke kann man besonders leicht bei *Cosmarium turgidum* beobachten. Lässt man 30% Natronlauge auf ganze Zellen von *Cosmarium turgidum* durch mehrere Stunden einwirken, so quillt allmählig die Zellmembran ohne wesentliche Formveränderung bis zur dreifachen Dicke und es tritt bei Einstellung der Randpartieen die Grenzlinie zwischen beiden Zellhautschichten sehr prägnant hervor. Am Isthmus erkennt man, dass die Trennung der Zellhauthälften (Schalen) eine vollständige sei, die sich auch auf die ganze Innenschicht erstreckt. Die letztere allein bildet an beiden Zellhauthälften die zugeschärften Ränder, während die Aussenschicht nur bis dorthin reicht, wo die Zuschärfung beginnt. (Tafel 19, Fig. 3.)

Einen ganz constanten Bestandtheil der Zellmembran bildet im Cosmariumtypus der Porenapparat. Vollständiges Fehlen der Poren konnte ich bisher nach Untersuchung mehrerer hundert Arten nur feststellen bei *Cosmarium tinctum* und *Staurastrum inconspicuum,* zwei der allerkleinsten Desmidiaceen, welche häufig auch einen vereinfachten Bau des Zellinhaltes — ungetheiltes Chlorophor mit einem einzigen Pyrenoid in der Zellmitte, seitenständigen Zellkern — erkennen lassen. Häufiger fehlt den Porenorganen das Endknöpfchen, doch muss man in der Beurtheilung derartiger Befunde sehr vorsichtig sein. Schon Hauptfleisch beobachtete richtig, dass bei Culturexemplaren verschiedener Desmidiaceen Gallertprismen und Endknöpfchen oft verschwinden und Klebs machte auf das Abspringen der „Gallerthöcker“ in Folge äusserer Reize oder Einwirkung von Reagentien aufmerksam. Bei *Tetmemorus granulatus* und vielen Arten von *Euastrum* vermisst man in der Regel die Endknöpfchen, kann sie aber bei wiederholter und sorgfältiger Untersuchung ganz frischen Materials gelegentlich doch nachweisen. Endnelken von solcher Grösse, wie sie für *Xanthidium armatum* beschrieben wurden, fanden sich bei keiner anderen Species wieder; manchmal sind sie so minutiös, dass die Unterscheidung des centralen Längskanals zur Unmöglichkeit wird. Es sind vor allem viele Angehörige der Gattungen *Staurastrum, Micrasterias* und *Arthrodesmus,* deren Porenorgane Endnelken tragen, während Endknöpfchen vorwiegend innerhalb der Gattungen *Cosmarium, Xanthidium* und *Sphaerozosma* beobachtet wurden. Mittelformen zwischen den beiden Extremen der Nelke und des Knöpfchens in Gestalt kurzer, am freien Ende abgerundeter oder abgestutzter Cylinder mit mehr oder weniger deutlichem Centralkanal sah ich nicht selten, so z. B. bei *Pleurotaenium nodulosum* und *truncatum, Xanthidium antilopaeum, Misrasterias truncata, Desmidium cylindricum.* (Tafel 18, Fig. 15, 16.) Ich konnte auch Exemplare von *Xanthidium armatum* nach vollendeter Zelltheilung beobachten, bei welchen die junge

Zellhälfte rundliche Endknöpfchen, die ältere wohlausgebildete Endnelken trug, woraus hervorgeht, dass die Nelken sich bei dieser Species durch Wachsthum allmählich aus Knöpfchen entwickeln. Es erweisen sich somit die äusseren Endanschwellungen der Porenorgane als in der Gestalt ziemlich variable, nicht selten fehlende oder sehr vergängliche Gebilde, während die Basalanschwellungen, die Porenzwiebeln, ebenso wie die Porenfäden ausnahmslos bei allen Desmidiaceen, welche Poren besitzen, vorhanden sind. Man wird daher kaum fehlgehen, wenn man nur die Porenzwiebeln und -fäden als wesentliche Bestandtheile der Porenorgane auffasst.

Die Prismenstructur der Gallerthülle zeigt sich am schönsten an einigen der fadenbildenden Desmidiaceen, bei vielen anderen ist sie auch nach sorgfältiger Färbung nur angedeutet. Auf alle die verschiedenen Färbungsbilder der Gallerthülle näher einzugehen, würde zu weit führen; es sei hier nur erwähnt, dass man mitunter auch Gallertscheiden beobachten kann, welche entweder vollständig amorph oder concentrisch geschichtet, aber nicht aus Prismen zusammengesetzt sind. Mechanische Insulte oder chemische Reize veranlassen bei vielen Arten Abstossung der Gallertprismen sammt den Endknöpfchen der Porenorgane, auch in älteren Culturen schwindet die Prismengallerte vieler Species ganz.

Die Poren sind entweder über die Oberfläche der Zellen gleichmässig vertheilt — mit Ausnahme der stets porenfreien Zone an der Verbindungsstelle beider Schalen — oder in verschiedener, oft für die betreffende Species charakteristischer Anordnung zu Gruppen vereinigt. Besitzt die Zellhaut Warzen, so sind diese nicht selten von Porenkanälen durchbohrt, in der Tiefe der früher erwähnten trichterförmigen scrobiculi der *Euastrum*-Arten fand ich dagegen nie Poren. An bestimmten Stellen der Membran, insbesondere an den Zellenden oder nächst der Basis der Zellhälften, fallen mitunter ungewöhnlich stark entwickelte Poren oder Porengruppen auf, die in mehrfacher Beziehung Interesse beanspruchen. So fand ich bei einer *Sphaerozosma*-Species [1]) regelmässig in der Mitte des Scheitels, dort wo sich die Nachbarzellen berühren, einen mächtigen Porus mit grosser Zwiebel und dickem Faden, auch der den Scheitelporus umgebende Porenkranz war relativ stark entwickelt. (Tafel 18, Fig. 18, 19.) Aehnliche apicale Porengruppen kommen bei einzelnen Arten von *Cosmarium* und *Staurastrum* vor.

Complicirter gebaut ist der apicale Porenapparat in den Gattungen *Tetmemorus* und *Euastrum*. Bei sämmtlichen Arten der ersteren, bei vielen der letzteren Gattung ist der Scheitel der Zellen durch eine Einfaltung der Membran in zwei Lappen gespalten, deren innere Ränder sich berühren. In der Seitenansicht der Zellen erscheint die Falte halbmondförmig, in der Mitte ihres unteren Randes liegt eine kugelige oder halbkugelige Verdickung der Zellmembran. Färbt man leere Zellen von *Euastrum humerosum*,

[1]) Sie stimmt mit keiner mir bekannten vollständig überein, ist aber dem *Spondylosium reniforme* Turner [**31**, p. 46 t. 19 f. 6] nahe verwandt.

didelta oder *oblongum* mit Fuchsin, so treten nach Differenzirung durch essigsaures Kali allenthalben die intensiv gefärbten Porenorgane hervor, in voller Schärfe oft erst nach 24 Stunden. Man erkennt nun, dass der Zellhautknopf der Apicalfalte eine grössere Anzahl von Poren, 15—20, enthält, deren Porenfäden, mit ziemlich starken Zwiebeln versehen, nach allen Seiten hin scheinbar frei in das Zelllumen hineinragen. Das Bild liesse sich mit dem eines Nadelkissens voll Stecknadeln vergleichen. Erst sorgfältige Untersuchung lässt erkennen, dass der Zellhautknopf allenthalben von der hyalinen inneren Zellhautschicht umkleidet wird, in welcher die Porenfäden und -zwiebeln eingebettet sind. Dieselben ragen also nicht frei in das Zellinnere hinein, sondern die Zwiebeln liegen wie gewöhnlich an der dem Zelllumen zugewendeten Fläche der Innenschicht und die Porenfäden streben in radiärer Richtung gegen die Aussenschicht, den Zellhautknopf, wo sie sich nicht weiter verfolgen lassen. Eine andere Gruppe von Poren umgiebt den oberen Rand der Apicalfalte, ihre Anordnung bei *Euastrum didelta* zeigen die Figg. 20—22 in Tafel 18 dieser Abhandlung. Bei *Euastrum ansatum* und *sinuosum* ist, entsprechend der geringeren Grösse der Individuen, der apicale Zellhautknopf kleiner, die Zahl seiner Poren geringer. Dasselbe gilt auch für *Tetmemorus Brébissonii* (Tafel 18, Fig. 23, 24), während zwei andere Arten dieser Gattung, *Tetmemorus granulatus* und *laevis*, die Apicalporen wohl nicht der Zahl, aber der Grösse nach am stärksten entwickelt zeigen. Der Zellhautknopf am Grunde der Apicalfalte ist hier nur angedeutet, von demselben strahlen, in der Frontalebene angeordnet, vier ungewöhnlich lange und starke Porenfäden aus, welche divergirend sich durch die innere Zellhautschicht hindurch 3 μ weit in das Zellinnere erstrecken und an ihren Enden grosse Porenzwiebeln tragen. Knapp darüber sieht man zwei kürzere Porenfäden, deren Zwiebeln wie gewöhnlich der Innenfläche der inneren Zellhautschicht anliegen. (Tafel 18, Fig. 25, 26.) Diese sechs trommelschlägelähnlichen Gebilde, welche auch ungefärbt bei mässiger Vergrösserung erkannt werden können, hatten schon die Aufmerksamkeit von Klebs und Hauptfleisch erregt, wurden jedoch als „Zellstoffbalken" gedeutet. Dass sie nicht aus Cellulose bestehen können, beweist das negative Ergebnis der Reactionen mit Jod und Schwefelsäure, Chlorzinkjod und Cuprammoniumoxyd. Ihre verhältnissmässig grosse Resistenz gegen Schwefelsäure wurde bereits von Klebs hervorgehoben.

Basale Porengruppen, denen zweifellos eine specielle Function zukommt, fand B. Schröder [25] bei *Cosmocladium saxonicum*, ich selbst sah ähnliche bei einer zweiten Species derselben Gattung, bei *Cosmocladium constrictum*. Da Schröder's Beschreibung des Porenapparates nicht in allen Punkten richtig ist, so sei hier der Befund mitgetheilt, den mir conservirtes Material von demselben Standort lieferte [1]).

[1]) Ich erhielt dasselbe durch die Freundlichkeit des Herrn Landgerichtsraths Schmula, welchem auch Schröder das Material für seine Studie verdankte.

Zellen von *Cosmocladium saxonicum*, mit Fuchsin gefärbt, liessen an den Stellen, wo nach Schröder's Beschreibung an der Oberfläche der Zellhaut sich „Graneln" vorfinden sollen, Poren erkennen. Die Zwiebeln der Porenorgane sind deutlich, die Porenfäden relativ dick, Endknöpfchen fehlen. Ein Theil der Poren ist über den Scheitel der Zellen verstreut, andere bilden oberhalb der Mitte der Zellenhälften (in Frontalansicht) eine kreisförmige Gruppe, in deren Centrum ein Porus mit ungewöhnlich grosser Porenzwiebel gelegen ist. Sein Porenfaden überragt die Zellhaut nach aussen und endigt mit einer kaum merklichen Verdickung. An der Basis der Zellhälften findet man, in Frontalansicht beiderseits vom Isthmus und diesem ganz nahe, je eine Gruppe dicht gedrängter Poren mit Zwiebeln und Fäden, ebenfalls ohne Endknöpfchen (Tafel 18, Fig. 34—36). Trotz der Mangelhaftigkeit seiner Untersuchungsmethode hat Schröder die basalen Porengruppen richtig erkannt und auch nachgewiesen, dass von ihnen die eigenthümlichen Gallertfäden ausgehen, welche die Cosmocladiumzellen zu Colonieen vereinigen. Diese Gallertfäden konnten durch keinen der von Schröder und mir versuchten Farbstoffe (Thionin, Methylenblau, Safranin, Vesuvin, Fuchsin, Methylviolett, Magdalaroth, Carminsäure) gefärbt werden, während die Gallerthülle der einzelnen Zellen die meisten der genannten Tinctionsmittel mehr oder weniger intensiv aufspeichert.

Die Zellen von *Cosmocladium constrictum* gleichen in der Gestalt dem *Cosmarium pseudoconnatum*, sind aber sehr klein, nur 15—17 μ lang und haben eine ganz schwache Mitteleinschnürung. In jeder Zellhälfte findet sich ein axiles Chlorophor mit kurzem Mittelstück und vier radiär ausstrahlenden Lamellen, ersteres enthält ein Pyrenoid. Die Poren erkennt man am besten nach Lebendfärbung durch Fuchsin; ihre Zahl ist gering, sie bilden drei Querreihen. Porenzwiebeln und -fäden sind stets, Endknöpfchen nicht immer deutlich. Ausser den gefärbten Poren sieht man an jeder Zelle, aber nur an einer Seite und zwar an der dem Centrum der Zellgruppe zugewendeten, im Bereiche der Mitteleinschnürung zwei quergestellte rothe Linien, welche sich auf ungefähr ²/₃ der Zellbreite erstrecken und schwach bogenförmig gekrümmt sind. Dieselben bestehen aus je einer Reihe sehr eng gestellter, fast confluirender Poren mit Zwiebeln und Fäden, aber ohne Endknöpfchen. (Tafel 18, Fig. 31—33.) Jede Zelle von *Cosmocladium constrictum* besitzt also nur zwei basale Porengruppen, während bei *Cosmocladium saxonicum* deren vier vorhanden sind. Auch bei *Cosmocladium constrictum* nehmen von den basalen Porengruppen Gallertbänder ihren Ausgang, welche die Vereinigung der Zellen zu Colonieen bedingen. Sie widerstehen den Färbungsmitteln; in ungefärbtem Zustande kann man sie nur schwer als schwach abgegrenzte bandartige Streifen unterscheiden, welche, vom Isthmus der Zellen ausgehend, gegen die Mitte einer Zellengruppe streben und dort sich vereinigen. Die starke Gallerthülle der einzelnen Zellen zeigt Prismenstructur; die Prismen sitzen den Poren (mit Ausnahme der Basalporen) auf und können durch Reagentien zum Abspringen gebracht werden.

In neuester Zeit kam Senn [28] durch genaue Untersuchung von *Oocardium stratum* Naeg. zu dem Schlusse, dass diese Alge zu den Desmidiaceen gehöre und im System als besonderes Genus neben *Cosmocladium* und *Cosmarium* zu stellen sei [1]). Die Richtigkeit der Auffassung unterliegt keinem Zweifel, obwohl Zygosporen bisher nicht gefunden wurden. Senn's Angaben bedürfen jedoch der Ergänzung, zum Theil auch der Richtigstellung.

Entkalkt man ein Stück eines Oocardiumlagers mit 10% Milchsäure, wäscht den Rückstand gründlich aus und schüttelt ihn nach Wasserzusatz in einer Eprouvette, so zerfällt derselbe in kleine gallertige Flöckchen. Diese sowie das feine Sediment, welches bei längerem Stehen sich am Boden der Eprouvette absetzt, sind zum Studium von Zellhaut, Porenapparat und Gallerte sehr geeignet; sie enthalten nebst dichotom geteilten zellentragenden Gallertstielen stets zahlreiche losgelöste Zellen, darunter viel leere. Nach Färbung solcher leerer Zellen mit Fuchsin treten in der Flächenansicht äusserst zahlreiche, gleichmässig vertheilte rote Pünktchen hervor, welche dichter angeordnet sind als die Poren der meisten Desmidiaceen; bei scharfer Einstellung der Ränder werden auch die feinen Porenfäden erkennbar, von denen jeder am inneren Ende eine sehr kleine Porenzwiebel trägt. Endknöpfchen, ebenfalls von äusserst geringer Grösse, liessen sich nur in dem breiteren Theile der Zellen, welcher gegen die Oberfläche des Lagers gerichtet ist, mit Sicherheit nachweisen. Rings um die Zelle, in der seichten Trennungsfurche der Zellhälften, verläuft eine schmale porenfreie Zone. Die Verbindungslinie der beiden Zellhauthälften konnte ich zwar nicht durch Färbung deutlich machen, man findet jedoch häufig abgestorbene Zellen, deren beide Membranhälften sich spontan getrennt haben. Am Scheitel jeder Zellhälfte ist die gegen innen etwas verdickte Membran von einem Apicalporus durchbohrt, welcher im Bereich der äusseren Zellhautschicht von einem Porenmantel umkleidet wird. Seinen Inhalt bildet ein dicker Porenfaden mit grosser Zwiebel; das längliche, grosse Endknöpfchen findet man in der Regel nur an frischen Zellen, an abgestorbenen ist dasselbe meist mit der Gallerte verloren gegangen. (Tafel 18, Fig. 37, 38.)

Zelltheilung.

Die Zelltheilung der Desmidiaceen des Cosmariumtypus wurde schon wiederholt und genau untersucht. Im Beginn derselben erscheint in der Mitteleinschnürung der Zellen zwischen den beiden Zellhauthälften, die sich von einander trennen, ein schmaler, zarter und hyaliner Membranring, von welchem aus die Querscheidewand, nach innen fortschreitend, sich entwickelt. Diese schliesst nach ihrer Vollendung die beiden Hälften der Mutterzelle vollständig von einander ab, spaltet sich dann in zwei Lamellen, die Spaltung setzt sich nach aussen auf den hyalinen Membranring fort und es beginnt die

[1]) Naegeli [21, p. 74] führte *Oocardium stratum* unter den Palmellaceen in der Gruppe der Tetrasporeen an.

Vorwölbung der jungen Zellhälften. Während de Bary im Beginne der Theilung ein Durchreissen der äusseren Membranschichten der Mutterzelle annahm, wies Hauptfleisch nach, dass die beiden Schalstücke an der Zusammenschlussstelle ihre Verbindung lösen und auseinanderrücken, der schmale Membranring zwischen den Rändern der Schalen aber neu gebildet werde. Die hervorsprossenden jungen Zellhälften haften bis zu ihrer vollständigen Ausbildung mit den Scheiteln fest aneinander; anfangs blasenförmig und von einer vollkommen structurlosen dünnen Membran umkleidet, nehmen sie immer mehr die Gestalt der ausgebildeten Zellhälften an, es entwickeln sich die für die betreffende Art characterischen Anhänge der Zellmembran — Warzen, Stacheln, Klammern — zunächst als hohle Ausstülpungen der Membran, die Zellhaut selbst nimmt an Dicke zu und füllt von innen her die Prominenzen aus, verhältnissmässig spät wird der Porenapparat durch Färbung nachweisbar, am spätesten die Prismengallerte.

Eine Gruppe der fadenbildenden Desmidiaceen, bestehend aus den Gattungen *Gymnozyga*, *Desmidium* und *Streptonema,* zeigt im Beginn der Zelltheilung insofern ein abweichendes Verhalten, als die anfangs ebene Querscheidewand Ringfalten ausbildet, wie bei mehreren *Spirogyra*-Arten. Für *Gymnozyga moniliformis* wurde der Vorgang der Ringfaltenbildung bis zur vollständigen Ausstülpung der jungen Zellhälften von de Bary [**4**] und Hauptfleisch [**14**] erschöpfend beschrieben, es genügt daher, auf diese Beschreibung hinzuweisen [1]). Die Ringfalten der *Spirogyra*-Arten persistiren, so lange die Zellen ihren Zusammenhang bewahren; in den genannten Desmidiaceengattungen dagegen erlangen die jungen Zellhälften erst durch die Ausstülpung der invaginirten Theile ihre volle Ausbildung und bleiben auch weiterhin mit den Nachbarzellen zu Fäden vereinigt. Ausnahmsweise kann übrigens auch bei *Desmidium cylindricum* die Ausstülpung der Ringfalten an mehreren oder selbst an allen Zellen einzelner Fäden unterbleiben. Wie die Abbildung Tafel 19, Fig. 7 zeigt, gewähren solche Fäden einen ganz fremdartigen Anblick.

Eine andere Abweichung vom normalen Theilungsvorgange beschrieb Senn [**28**, p. 53] für *Oocardium stratum*. Es soll hier verhältnissmässig lange die Querscheidewand unvollständig bleiben und auch dann, wenn sich die jungen Zellhälften bereits gegeneinander vorgewölbt haben, noch immer am Scheitel derselben eine Communication des Zellinnern bestehen. Ich selbst fand dagegen schon in einem sehr frühen Theilungsstadium die Scheidewand vollständig (Tafel 19, Fig. 4) und glaube, dass Senn's Figuren 34 und 35 ebenso nur monströse Exemplare darstellen, wie das

[1]) Die Ringfaltenbildung liess sich, theils nach den vorhandenen Abbildungen, theils durch Untersuchung von conservirtem Material und Exsiccaten, bisher feststellen bei *Gymnozyga armata* Nordst. und Löfgr., *longata* (Wolle) Nordst., *longicollis* Nordst., *moniliformis* Ehrbg.; *Desmidium aptogonum* Bréb., *Baileyi* (Ralfs) Nordst., *cylindricum* Grev., *graciliceps* (Nordst.) Lagh., *laticeps* Nordst., *Swartzii* Ag.; *Streptonema trilobatum* Wallich.

der Autor selbst für die Figuren 38 und 39 annimmt. Da die Alge von Senn unter nicht besonders günstigen Bedingungen cultivirt wurde, ist die verhältnissmässig grosse Zahl von Monstrositäten durch unvollständige Zelltheilung nicht auffallend.

Einzeln lebende Formen.

Während in einem Theile der Gattungen nach jeder Zelltheilung die Tochterzellen sich vollständig von einander trennen und daher die Individuen einzeln leben, bleiben sie bei anderen Gattungen auch nach vollendeter Theilung in typischer Weise zu Zellcolonieen vereinigt. Die Bedingungen, unter welchen einerseits Trennung der Zellen, andererseits Coloniebildung zu Stande kommt, sind noch keineswegs in allen Punkten klargestellt.

Für die Trennung der Zellen bei den einzeln lebenden Formen ist wahrscheinlich die Häutung der jungen Zellhälften am Schlusse des Theilungsprocesses von grösserer Bedeutung, als bisher angenommen wurde. Die Häutung wurde zuerst von Focke [**13**, p. 56, T. 3 f. 17, 19] an *Pleurotaenium trabecula* beobachtet, dann von A. Braun [**7**, p. 193], de Bary [**4**, p. 45] Klebs [**17**, p. 385], Hauptfleisch [**14**, p. 52] und mir selbst an zahlreichen einzeln lebenden Desmidiaceen, welche sämmtlich dem Cosmariumtypus angehören. Sie verläuft in der Weise, dass sich von der Oberfläche der beiden jungen Zellhälften gleichzeitig eine zarte Membran abhebt, welche zunächst noch am Isthmus der Zelle anliegt, bald aber auch hier zur Ablösung gelangt. Die so entstandene Oeffnung wird immer weiter, gleichzeitig dehnen sich auch die abgelösten Hüllmembranen aus, bleiben aber an den Scheiteln mit einander verbunden. Schliesslich schlüpfen durch die genügend erweiterten Oeffnungen der Hüllen die beiden Zellen nach entgegengesetzten Richtungen heraus. Die abgestossenen Hüllen sind structurlos, porenfrei und nie von Prismengallerte umkleidet. Dagegen finden sich alle Protuberanzen, welche die eingeschlossenen Zellhälften besassen, als hohle Ausbuchtungen an den Hüllen wiederholt, so z. B. die getheilten Stacheln von *Xanthidium armatum*. Während bei den Pleurotaeniumarten die abgeworfenen Hüllmembranen anfangs ziemlich scharf contourirt und daher ohne Schwierigkeit kenntlich sind, kann man dieselben bei vielen anderen Species wegen der schwachen Umrisse sehr leicht übersehen. So lange die Hüllen noch einigermassen scharfe Contouren besitzen, geben sie deutliche Cellulosereaction, später verquellen sie immer mehr und in diesem Stadium bleibt die Cellulosereaction oft aus.

Nach de Bary's Ansicht wird die Membran, welche zur Abstossung gelangt, erst nach vollendeter Entwicklung der jungen Zellhälften an deren Oberfläche ausgeschieden, Klebs dagegen hält sie für die primäre Zellhaut, die später abgeworfen wird, weil sie durch ihre begrenzte Dehnungsfähigkeit das Wachsthum der jungen Zellhälften behindern würde. Gegen de Bary's Auffassung lassen sich mehrfache Bedenken geltend machen. Zunächst ist nicht einzusehen, warum an die Oberfläche einer bereits vollständig ausge-

bauten Zellmembran eine neue Schicht ausgeschieden und unmittelbar darauf wieder abgestossen werden sollte. Weiterhin lässt sich die Ausscheidung einer solchen Schicht ohne sofortige Trennung der Schwesterzellen nicht gut vorstellen [1]). Endlich macht auch die Structur der äusseren Zellhautschicht die Ausscheidung einer porenfreien Membran ziemlich unwahrscheinlich. Fasst man mit Klebs die Häutung als das Abwerfen der primären Membran auf, so gewinnt sie die Bedeutung eines Vorganges, der durch die Art der Entwicklung der Zellhaut bedingt ist und in gleicher Weise bei allen Desmidiaceen erwartet werden muss, deren Membran den gleichen Bau zeigt und deren Theilung in gleicher Weise verläuft. Dementsprechend hätte man sich bei sämmtlichen einzeln lebenden Desmidiaceen, welche dem Cosmariumtypus angehören, die Entwicklung der Zellmembran im Verlaufe der Theilung in der Art vorzustellen, dass die jungen Zellhälften zunächst eine dünne, structurlose primäre Membran erhalten, an deren Innenfläche allmählig die Anlage und vollständige Ausbildung der eigentlichen definitiven Zellhaut mit ihrem Porenapparate erfolgt. Sobald der Ausbau der definitiven Membran vollendet, wird die provisorische Hülle als überflüssig abgeworfen [2]). Nach ihrer Entfernung beginnt die Function des Porenapparates und die Ausscheidung der Prismengallerte. Eine unmittelbare Folge der Häutung ist auch die Trennung der vorher verbundenen Schwesterzellen.

Ob diese Erklärung des Häutungsprocesses die richtige sei, lässt sich vorläufig nicht mit Sicherheit entscheiden, jedenfalls hat sie Wahrscheinlichkeit für sich. Der Nachweis der Häutung wurde wohl erst für acht von den zehn hierher gehörigen Gattungen erbracht, doch wendeten bisher nur sehr wenige Beobachter diesem Punkte ihre Aufmerksamkeit zu und keiner derselben durch längere Zeit. Ich selbst fand im Verlaufe der beiden letzten Jahre die Häutung an 36 Arten, welche sich auf 8 Gattungen vertheilen und zweifle daher nicht, dass bei allgemeinerem Interesse für den Gegenstand sich sehr rasch reiches Beweismaterial sammeln liesse [3]). Es wäre übrigens ganz gut möglich, dass nicht alle Desmidiaceen, welche bei der Zelltheilung an den jungen Hälften eine primäre und secundäre Zellhaut

[1]) Die feste Verbindung der Scheitel der Schwesterzellen ist dadurch bedingt, dass an der Contactstelle die im Beginne der Theilung gebildete Querscheidewand liegt, deren beide Lamellen sich noch nicht von einander getrennt haben. Die Ausscheidung einer neuen äussersten Membranschicht müsste auch zwischen diese beiden Lamellen erfolgen, was ohne Trennung der Verbindung nicht möglich wäre.

[2]) Unzulängliche Dehnungsfähigkeit der primären Membran kann nicht den Grund für ihre Abstossung bilden, weil diese erst stattfindet, wenn die jungen Zellhälften schon ihre volle Grösse erreicht haben.

[3]) Die Häutung der jungen Zellhälften wurde bisher an folgenden Gattungen und Arten nachgewiesen:

Pleurotaenium Archeri, Ehrenbergii, nodulosum, trabecula, truncatum.

Cosmarium bioculatum, botrytis (und seinen Verwandten nach de Bary), *contractum, cucurbita, curtum, Debaryi, ellipsoideum, margaritiferum, moniliforme, pachydermum,*

ausbilden, die erstere durch Häutung abwerfen. Die provisorische Hülle könnte auch, ohne sich als zusammenhängende Membran von der Zelloberfläche abzulösen, verquellen und schwinden. Wie rasch Zellmembranen bis zur vollständigen Unsichtbarkeit verquellen können, lässt sich am schönsten bei der Copulation von *Spirotaenia obscura* verfolgen [1]). Die copulationsbereiten Zellpaare unterscheiden sich durch die gelbgrüne Farbe des Inhaltes und die undeutliche Chlorophyllstructur von den vegetativen Exemplaren. Ihre Membran besitzt weniger scharfe Contouren, ist aber doch vollkommen deutlich abgegrenzt. In der kurzen Zeit von wenigen Stunden, während der Zellinhalt eines copulirenden Paares nach vorausgegangener Kerntheilung sich in vier ellipsoidische Massen sondert, die dann zu zwei Zygosporen zusammenfliessen, verquillt die Membran der beiden Zellen so vollständig, dass sie für den Austritt des Inhaltes kein Hinderniss bildet und spurlos verschwunden ist, bevor an den Zygoten eine Hüllmembran nachweisbar wird.

Coloniebildende Formen.

Wenn mehrere Generationen von Zellen in gesetzmässiger Weise vereinigt bleiben und Colonieen bilden, so wird die Verbindung der Individuen durch verschiedene Mittel erreicht. Die Colonieen lassen sich nach der Anordnung der Einzelindividuen in zwei Gruppen trennen. In der einen, welche die fadenbildenden Desmidiaceen umfasst, sind die Zellen zu einfachen Reihen derart geordnet, dass die Längsaxe des Fadens mit jener der Einzelzellen zusammenfällt; die benachbarten Zellen berühren sich meist unmittelbar. Die Colonieen der zweiten Gruppe bilden Kugeln oder Kugelabschnitte; die Einzelzellen, deren jede eine vollständige Gallerthülle besitzt, berühren sich im erwachsenen Zustande nie unmittelbar und werden durch Gallertbänder zusammengehalten, welche vom Centrum der Colonie aus zu den Zellen hinziehen. Diese Art der Coloniebildung findet sich nur in den Gattungen *Cosmocladium* und *Oocardium;* bei der ersteren Gattung gehen die dünnen verbindenden Gallertfäden von bestimmten Porengruppen an der Basis der Zellhälften aus, bei *Oocardium* liegen die Zellen an der Oberfläche

---

palangula, phaseolus, punctulatum, pyramidatum, subgranatum, tetrophthalmum, turgidum, undulatum.

Arthrodesmus convergens, incus.

Xanthidium antilopaeum, armatum.

Staurastrum cuspidatum, dejectum, furcatum. (De Bary sah Häutung bei vielen Staurastrumarten.)

Tetmemorus granulatus.

Euastrum ansatum, binale, didelta, oblongum.

Micrasterias rotata, truncata.

Dazu kommen noch vier Peniumarten, welche, wie später nachgewiesen werden soll, ebenfalls zum Cosmariumtypus gehören, nämlich:

Penium adelochondrum, minutum, Mooreanum, Ralfsii.

[1]) Die Copulation von *Spirotaenia condensata*, welche in gleicher Art verläuft, wurde von Archer [2] beschrieben.

der Colonie, an den Enden langer und dicker, verzweigter, von Kalkröhren umgebener Gallertstiele.

In den fadenförmigen Colonieen wird die Verbindung der benachbarten Zellen bald durch das feste Aneinanderhaften ihrer Scheitel oder besonderer Fortsätze derselben, bald durch gallertige Bänder hergestellt. Auch die Hüllgallerte, welche die Fäden rings umgiebt, kommt als Bindemittel in Betracht, sie wurde aber, besonders von den älteren Autoren, in ihrer Bedeutung für die Fadenbildung zweifellos überschätzt. Bevor die Prismenstructur derselben bekannt war, fasste man sie als einen zusammenhängenden Schlauch auf, gegenwärtig wissen wir, dass sie aus Segmenten besteht, die bei der Zelltheilung auseinanderweichen und dem Wachsthum der jungen Zellhälften freien Spielraum lassen. Fäden, in denen die Zellen lose nebeneinander liegen und nur durch die Prismengallerte zusammengehalten werden, kamen bisher noch nie zur Beobachtung, in den weiter unten angeführten Beispielen von *Hyalotheca dissiliens*, *Sphaerozosma vertebratum*, *Onychonema filiforme* und *Streptonema trilobatum* waren stets noch besondere gallertige Ligamente zwischen den Zellen nachweisbar. Bei schwacher Entwicklung und geringer Consistenz kann die Hüllgallerte überhaupt keinen, aber auch bei mächtiger Ausbildung kaum einen wesentlich fördernden Einfluss auf den Zusammenhang der Zellen eines Fadens ausüben.

In der Gattung *Hyalotheca* bleiben nach der Zelltheilung die Endflächen der neugebildeten Zellhälften dauernd verbunden; dasselbe gilt für die Gattung *Gymnozyga* sowie für *Desmidium cylindricum* Grev. und seine nächsten Verwandten. Bei den übrigen Arten von *Desmidium* sind es dagegen fussartige Fortsätze der Zellen mit quer abgestutzten Enden, welche den Contact vermitteln [1]). Auch in der exotischen Gattung *Streptonema*, deren einziger Repräsentant, *Streptonema trilobatum*, von Wallich [**32**, p. 196] beschrieben wurde, sind die Zellen mit solchen Füsschen versehen, doch bleiben letztere mit jenen der Nachbarzellen nicht in dauerndem Contact. Sobald nach der Theilung einer Zelle die neugebildeten Hälften ihre Vollendung erreicht haben, rücken die Tochterzellen auseinander und es bleibt der Zusammenhang zwischen ihnen nur durch drei Gallertbänder erhalten, welche die Endflächen der correspondirenden Füsschen miteinander in Verbindung setzen. (Tafel 19, Fig. 9.)

Unter bestimmten Verhältnissen können übrigens an den Fäden von *Hyalotheca* in analoger Weise die Zellen auseinanderrücken, ohne dass ein Zerfall der Colonieen in die einzelnen Individuen eintritt. In einer Algenprobe, welche Mitte October von Herrn Schmula gesammelt und in Pfeiffer's Formolgemische conservirt war, fand ich zahlreiche Fäden von *Hyalotheca dissiliens*, innerhalb derer nur wenige Zellen einander un-

[1]) Die Füsschen entstehen durch die Ausstülpung der Ringfalten, welche bei der Zelltheilung in der Querscheidewand angelegt werden; an ihren Contactflächen sind also noch die beiden Lamellen der Querscheidewand, welche sich nicht getrennt haben, vorhanden.

mittelbar berührten; die meisten waren mehr oder weniger weit von einander entfernt, ohne dass deshalb die Fäden leichter als gewöhnlich mit der Präparirnadel in Fragmente zerlegt werden konnten. Zusatz stark verdünnter Fuchsinlösung liess die Prismengallerte erkennen, welche sich bei Einwirkung concentrirter Farbstofflösung rasch und vollständig auf die Seitenwände der Zellen retrahirte. Zwischen den Endflächen der benachbarten Zellen, welche bei der Einwirkung des Farbstoffes ihre Distanz nicht geändert hatten, wurden dicke, farblose Gallertcylinder erkennbar, an deren Oberfläche gefärbte Fäden der geschrumpften Prismengallerte ein zierliches, langmaschiges Netzwerk bildeten. (Tafel 18, Fig. 30.) Der Controlle wegen brachte ich einen Tropfen Fuchsinlösung auf ein Deckgläschen, setzte eine kleine Partie des Algensedimentes zu, wendete rasch um und untersuchte im hängenden Tropfen. Das Bild blieb dem beschriebenen gleich und die Distanz der Zellen wurde nicht kleiner. Die Gallertcylinder, welche die Zellen mit einander in Verbindung halten, unterscheiden sich daher in ihrem Verhalten gegen Anilinfarbstoffe auffällig von der Prismengallerte: sie werden nicht gefärbt und schrumpfen bei Einwirkung concentrirter Lösungen nicht. An ungefärbten Fäden waren die Grenzen der Gallertbänder nur bei Untersuchung in Cuprammoniumoxyd, Ausschaltung des Condensors und starker Verengerung der Irisblendung erkennbar. (Tafel 18, Fig. 29.)

Die Zellen von *Sphaerozosma vertebratum* und seinen nächsten Verwandten, ebenso jene der *Onychonema*-Arten sind am Scheitelrande mit Klammern versehen, trommelschlägelähnlichen Excrescenzen der Zellhaut, welche die Individuen im Zusammenhang halten sollen. Die Angaben der Autoren darüber sind ziemlich vage und unvollständige. Bei *Sphaerozosma vertebratum* stehen nach de Bary die Endflächen zweier benachbarter Schwesterzellen in der Jugend in inniger Berührung, später rücken sie auseinander, die anfangs kurzen Klammern wachsen, während ihre dicken Enden stets in Berührung bleiben und so den Zusammenhang der Zellen vermitteln. Die Beschreibung trifft wohl zu, doch ist das Wachsthum der Klammern ein beschränktes, die Zellen rücken so weit auseinander, dass die Enden der Klammern sich nicht mehr berühren können und doch zerfallen die Fäden nicht. Untersucht man derartige Fäden in Cuprammoniumoxyd, so erkennt man zwischen je zwei Zellen, dort wo die Klammern liegen, die Contouren eines schmalen Gallertbandes, welches die Klammern vollständig umhüllt. (Tafel 19, Fig. 8.) Die Gallertbänder lassen sich durch Fuchsinlösung färben, nach Einwirkung von Jod und Schwefelsäure nehmen sie einen schwach bläulichen Farbenton an. Bei *Onychonema* sind die Klammern wohl länger als bei *Sphaerozosma vertebratum*, doch können sie wegen ihrer Disposition überhaupt niemals jene der Nachbarzellen berühren. Nach Hauptfleisch's Angabe sollen bei *Onychonema filiforme*[1])

[1]) Die Species wurde von Hauptfleisch irrthümlich als *Sphaerozosma vertebratum* bezeichnet.

die Enden der Klammern sich direct an die Membran der Nachbarzelle anheften und dadurch die Verbindung bewerkstelligen. Nun berühren wohl die Enden der Klammern eine Zeit lang die Oberfläche der Nachbarzellen, haften aber hier gewiss nicht fest, da die Zellen allmählig ihre Stellung verändern und auseinanderrücken. Wenn trotzdem die Fäden noch immer zusammenhalten, so kann das nur durch ein anderes Bindemittel bewirkt werden. Ein solches lässt sich auch nachweisen. Behandelt man Fäden von *Onychonema filiforme,* in welchen die Zellen nicht mehr unmittelbar aneinanderliegen, mit verdünnter Fuchsinlösung, so wird durch die Farbstoffaufnahme ein breites, anscheinend aus zwei Lamellen bestehendes Gallertband erkennbar, welches den Raum zwischen den Scheitelflächen der Nachbarzellen und den Klammern ausfüllt, die Aussenfläche der Klammern aber frei lässt. (Tafel 18, Fig. 28.) Wie bei *Sphaerozosma vertebratum,* so ruft auch hier Jod und Schwefelsäure eine blassblaue Färbung des Gallertbandes hervor.

Vergleicht man die Gestalt der Klammern von *Sphaerozosma* und *Onychonema* mit jener der fussfömigen Fortsätze von *Desmidium,* so muss man zu dem Schlusse kommen, dass die aufgetriebenen und abgerundeten Enden der Klammern, welche die Nachbarzellen nur an einem einzigen Punkte berühren können, für die Herstellung einer festen Verbindung möglichst ungeeignet seien. Die Zellen der Fäden haften anfangs mit den Scheiteln aneinander, später vermitteln Gallertbänder den Zusammenhang und in diesem Stadium haben sich die Klammern bereits an den Nachbarzellen verschoben. Für die Fadenbildung sind daher die Klammern bedeutungslos, es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass sie die Bestimmung haben, so lange als möglich einer zu starken Torsion der Fäden entgegenzuwirken, welche zur Lösung des Zellverbandes führen müsste.

Diejenigen Arten von *Sphaerozosma,* welche der Klammern entbehren, werden von mehreren Systematikern als besondere Gattung, *Spondylosium,* zusammengefasst. Bei den hierher gehörigen Arten berühren sich in den Fäden die Scheitel der Nachbarzellen unmittelbar und halten fest zusammen, obwohl bei manchen Species mit convexem Scheitel die Contactfläche im Verhältniss zur Grösse der Zellen nur sehr klein ist, was besonders bei *Sphaerozosma moniliforme* auffällt. Ob auch hier Gallertbänder den Zusammenhang verstärken, eventuell nach Auseinanderrücken der Zellen aufrecht erhalten, ist ungewiss, da Beobachtungen hierüber mangeln. Ebensowenig lässt sich zur Zeit etwas Sicheres über die Art angeben, in welcher die Zellen mehrerer sehr kleiner Species von *Sphaerozosma* zu Fäden verbunden sind. Sie besitzen keine eigentlichen Klammern, sondern am Scheitelrande zwei oder vier Wärzchen, — Tuberkel — welche denen der Nachbarzelle gegenüberstehen und dieselben berühren. Die Verbindung der Zellen ist meist eine lockere und man findet daher selten längere Fäden, dagegen viele einzelne Individuen. Das genauere Studium dieser Formen wäre aber von Wichtigkeit, da sie die Verbindung zwischen den faden-

bildenden und den einzeln lebenden Desmidiaceen zu vermitteln scheinen. Es giebt nämlich auch in der Gattung *Cosmarium* einige kleine Arten, welche Tuberkel am Scheitelrande besitzen und mitunter zu langen Zellreihen vereint gefunden werden. Das bekannteste Beispiel hierfür liefert *Cosmarium pygmaeum* Arch., welches von einigen Autoren zu *Sphaerozosma* gerechnet wird.

Eine vollkommen scharfe Scheidung der fadenbildenden und der einzeln lebenden Desmidiaceen in zwei Gattungsgruppen ist überhaupt nicht durchführbar, ohne den Thatsachen Gewalt anzuthun. Abgesehen von den oben erwähnten Bindegliedern zwischen den Gattungen *Cosmarium* und *Sphaerozosma* giebt es mehrere Arten von *Cosmarium* und andern Gattungen, deren Zellen für gewöhnlich einzeln leben, ausnahmsweise aber zu kürzeren oder längeren Fäden verbunden vorkommen. Beschrieben wurde diese gelegentliche Fadenbildung u. a. für *Cosmarium obliquum* Nordst.[1]), *C. moniliforme* (Turp.) Ralfs, *C. Regnellii* Wille, *Euastrum binale* (Turp.) Ehrbg.[2]) und *Staurastrum inconspicuum* Nordst.[3]). In der Gattung *Micrasterias* existirt sogar eine typisch fadenbildende Art, *M. foliacea* Wallich[4]). Dieselbe ist darum besonders bemerkenswerth, weil die Zellen in sehr auffälliger Weise dem Zusammenleben in fadenförmigen Colonieen angepasst sind. In Frontalansicht betrachtet von rechteckigem, fast quadratischen Umriss, besitzen sie rings um die Contactstelle der Scheitel ein System kräftiger und langer Zähne, welche so genau in einander eingreifen, dass sie nicht die geringste Torsion der bandförmigen Fäden gestatten und in dieser Art die Festigkeit des Zusammenhanges der Scheitel sehr wesentlich erhöhen.

Die nahe Verwandtschaft mancher einzeln lebender mit fadenbildenden Desmidiaceen findet vielfach auch in der Gleichheit der äusseren Gestalt ihren Ausdruck und es ist den Systematikern wohl bekannt, dass die Zellen der meisten *Spondylosium*-Arten, wenn sie einzeln aufgefunden werden, von *Cosmarium*- oder *Staurastrum*-Zellen nicht zu unterscheiden sind.

Unter solchen Umständen müsste man erwarten, dass bei den einzeln lebenden und den fadenbildenden Desmidiaceen des Cosmariumtypus, deren Zellmembran den gleichen Bau zeigt und deren Zelltheilung in gleicher Art verläuft, auch die Entwickelung der Membran an den jungen Zellhälften in übereinstimmender Weise zu Stande kommen werde. Wie früher auseinandergesetzt wurde, ist für die einzeln lebenden Formen die Anlage einer primären Membran und deren Abstossung nach Ausbildung der definitiven nicht unwahrscheinlich, auf die fadenbildenden dagegen lässt sich diese Annahme nicht ohne weiteres übertragen, jedenfalls wäre hier eine vollständige

---

[1]) Nordstedt [**22**, p. 23 T. 1 f. 8].
[2]) W. u. G. S. West [**34**, p. 30].
[3]) Börgesen [**6**, p. 235 T. 8 f. 4].
[4]) Wallich [**32**, p. 273, 280 T. 14 f. 1—4].
Johnson [**15**, p. 56 T. 6 f. 1—4].

Häutung der jungen Zellhälften, die zur Trennung der Individuen führen müsste, ausgeschlossen. Wenn *Cosmarium moniliforme*, dessen Häutung nachgewiesen wurde, ausnahmsweise Fäden bildet, so ist das nur dadurch möglich, dass die Abstossung der primären Membran mindestens an den Scheiteln der jungen Zellhälften unterbleibt. In gleicher Weise könnte auch bei den typisch fadenbildenden Desmidiaceen die Abstossung der primären Membran an den Contactstellen der Schwesterzellen für so lange unterbleiben, als diese fest aneinanderliegen. Die Annahme wäre aber eine willkürliche, da ein sicherer Beweis für das Vorhandensein einer primären Membran an keiner der fadenbildenden Arten bisher erbracht werden konnte.

In den Colonieen von *Cosmocladium* und *Oocardium* stossen die erwachsenen Zellen nicht unmittelbar aneinander, hier kann, wie bei den einzeln lebenden Desmidiaceen, eine vollständige Häutung der jungen Zellhälften erfolgen und ich glaube auch, dieselbe bei *Oocardium* gesehen zu haben. (Tafel 19, Fig. 5.) Ganz zweifellos ist die Beobachtung nicht, da es nicht gelang, an der abgestossenen Membran die Cellulosereaction vorzunehmen.

Wenn es nun auch vorläufig noch nicht möglich ist, die zahlreichen dem Cosmariumtypus angehörigen Gattungen in kleinere, natürlich umgrenzte Gruppen zu vertheilen, so lässt sich doch der Typus selbst scharf characterisiren. Die Zellmembran aller hierher gehörigen Desmidiaceen ist mit einer derberen Aussenschicht versehen und aus zwei in einander verschränkten Schalstücken zusammengesetzt; sie ist mit einem Porenapparat ausgestattet und meistens auch von Prismengallerte umkleidet. Die Zelltheilung findet stets an der Zusammenschlussstelle der Schalen statt, die Theilungsstelle ist daher präformirt und fix. Die Querscheidewand, welche bei der Theilung angelegt wird, nimmt ihren Ausgang nicht direkt von der Membran der Mutterzelle, sondern von einem neugebildeten, schmalen Zwischenstück.

Closteriumtypus.

Im Cosmariumtypus stehen die Gattungen so vielfach durch Zwischenglieder in Verbindung, dass ihre Abgrenzung den Systematikern die allergrössten Schwierigkeiten bereitet. Schon aus diesem Umstande lässt sich der Schluss ziehen, dass alle Gattungen des Cosmariumtypus nahe mit einander verwandt sein müssen. Die Grenze gegen die Gattung *Closterium* ist aber vollkommen scharf und es giebt nicht eine einzige Closteriumspecies, welche selbst bei flüchtiger Betrachtung Aehnlichkeit mit einer Species des Cosmariumtypus zeigen würde. Die Verschiedenheit ist keine bloss äusserliche, sie kommt auch im Bau der Membran sowie in der Art der Zelltheilung zum Ausdruck und rechtfertigt die Aufstellung eines besonderen Typus, dessen Umfang mit jenem der artenreichen Gattung *Closterium* sich deckt.

Zellmembran und Porenapparat.

Wie bekannt, ist die Zellmembran bei einem Theile der *Closterium*-Arten farblos und zart, während sie bei vielen anderen Species derber, längsgestreift oder gerippt und dabei durch Einlagerung von Eisenoxydhydrat gelb bis brau gefärbt erscheint. In die letztere Gruppe gehört *Closterium turgidum* Ehrbg. subspec. *giganteum* Nordst., eine südamerikanische Art, welche wegen ihrer ungewöhnlichen Grösse ein besonders geeignetes Object für die Untersuchung der Zellmembran bildet[1]). Man kann an aufgeweichten Exsiccaten, die für diesen Zweck ganz gut verwendbar sind, ohne Schwierigkeit unter dem Präparirmikroskop mit Nadeln die Zellen vom Inhalt befreien, ebenso auch die Schichten der Zellmembran von einander trennen.

In Wasser untersucht zeigt die Membran vollständig erwachsener Zellhälften in Flächenansicht eine dichte und feine Längsstreifung. Sie wird durch parallel verlaufende platte Riefen bedingt, welche durch ganz schmale, lineare Furchen von einander getrennt sind. In der Tiefe der Furchen liegen, einreihig geordnet, die Poren, welche auch ohne Färbung als scharf markirte schwarze Pünktchen erkannt werden können. An den Randpartieen erscheinen bei Einstellung auf die optische Längsaxe die Poren als feine schwarze Striche, welche die Zellmembran quer durchziehen und an den Zellenden besonders deutlich sind. Durch Färbung mit Methylviolett und Nachspülen mit essigsaurem Kali lassen sich auch die Porenorgane nachweisen; sie bestehen aus Zwiebeln und Fäden, die Endknöpfchen fehlen, ebenso fehlt auch Prismengallerte. (Tafel 18, Fig. 40, 42.)

Wie früher erwähnt, gelingt es, mit der Präparirnadel Stücke der beiden Zellhautschichten zu isoliren. Die Aussenschicht, welche durch ihren stärkeren Eisengehalt hauptsächlich die braune Farbe der Zellhaut bedingt, ist brüchig und viel dünner, als die innere; isolirt betrachtet zeigt sie an den Riefen eine Andeutung von Querstreifung, in den Furchen, wo die Dicke der Schicht geringer ist als an den Riefen, sieht man die Poren schwach angedeutet, doch werden dieselben durch Fuchsin oder Methylviolett und essigsaures Kali sofort deutlich. (Tafel 18, Fig. 41.) Die farblose oder blassgelbe, nur an alten Zellhälften braungelbe elastische Innenschicht lässt an ihrer äusseren Fläche ebenfalls Längsfurchen erkennen, in welchen die Poren liegen, durch Zerzupfen wird sie in feine Längsfasern zerteilt.

Jod und Schwefelsäure färbt die Innenschicht rasch rein und tief blau; die Aussenschicht bleibt zunächst gelb oder braun, allmählig nimmt sie einen schmutzig-graublauen Ton an, nach 24 Stunden ist sie ebenfalls blau. Durch Clorzinkjod wird die Innenschicht nach längerer Einwirkung zunächst schiefergrau, später violett gefärbt, die Aussenschicht dagegen zeigt lange

[1]) Nordstedt hat die Alge in No. 382 der „Algae aq. dulc. exsicc." von Wittrock u. Nordstedt ausgegeben. Die von mir untersuchten Exemplare fanden sich an einer Utricularia des Wiener bot. Hofmuseums, die aus Chipaque, Prov. Bogata S.-Am., stammte.

keine Farbenänderung und erst nach 24 Stunden an den Rändern isolirter Stücke eine schmutzig-violette Färbung. Ebenso widerstandsfähig ist die äussere Zellhautschicht gegen Cuprammoniumoxyd, welches nach mehrstündiger Einwirkung keine merkliche Quellung hervorruft, während die Innenschicht schnell vollständig verquillt. Prüft man mit Ferrocyankalium und Salzsäure die beiden Zellhantschichten separat auf ihren Eisengehalt, so zeigt sich die Innenschicht nur an ganz jungen, vollkommen farblosen Zellhauthälften eisenfrei; stets aber wird durch die genannten Reagentien die Aussenschicht viel intensiver blau gefärbt als die innere.

Aehnlich wie die beschriebene Species verhalten sich die anderen braunen Closterien mit Längsriefen, doch ist hier die Untersuchung der Zellhaut minder einfach. Der Nachweis der Poren durch Färbung der Porenorgane bietet wohl an frischem Material niemals Schwierigkeiten, die beiden Zellhautschichten lassen sich jedoch weder an den Randpartieen ausgequetschter Exemplare direct erkennen, weil die Längsriefen das Bild stören, noch durch Präparation mit der Nadel isoliren, weil die Objecte hierfür zu klein sind. Mitunter gelang es mir, durch das Quetschen des Präparates Lappen der Zellhaut derart abzusprengen, dass die Aussenschicht oder die Innenschicht allein etwas vorragte; von *Closterium angustatum* und *lineatum* fertigte ich Mikrotomschnitte an, welche beide Zellhautschichten sehr deutlich erkennen liessen. Die innere ist meist farblos oder gelb, selten braun, die äussere stets dunkler gefärbt als die innere. An Querschnitten von *Closterium angustatum* konnte man sehen, dass die kräftigen Längsrippen dieser Species nicht durch locale Verdickung der Aussenschicht erzeugt werden, sondern dass auch die Innenschicht an ihrer Bildung sich betheiligt. Die Anordnung der Poren hängt im Allgemeinen von der Distanz der Riefen ab; wo diese einander nahegerückt und nur durch schmale Furchen getrennt sind, liegen die Poren einreihig in den Furchen *(Cl. attenuatum, praelongum, subturgidum)*, bei grösserer Entfernung der Riefen bilden sie in den Zwischenfeldern zwei Längsreihen *(Cl. Cynthia)*, mehrere Reihen *(Cl. striolatum)*, oder sie sind daselbst ohne Ordnung vertheilt *(Cl. lineatum, angustatum, costatum)*. Bei *Cl. costatum* finden sich einzelne Poren auch an den Riefen selbst, bei *Cl. directum* sind sämmtliche Poren ohne bestimmte Ordnung und ohne Rücksicht auf Riefen und Furchen über die Zellhaut zerstreut.

Bei allen hierher gehörigen Arten ruft Jod und Schwefelsäure sofort eine mehr oder weniger intensive Blaufärbung der inneren Zellhautschicht hervor, während die äussere farblos bleibt, sich faltig abzuheben scheint und später durch ausgeschiedene feinste Jodcrystalle einen bräunlichen Ton anzunehmen pflegt. An Mikrotomschnitten von *Cl. lineatum* und *angustatum* verlief die Reaction unter starker Quellung der ganzen Zellhaut so schnell, dass sich über das Verhalten der äusseren Schicht nichts feststellen liess. Durch Chlorzinkjod wird stets nur die Innenschicht röthlich bis violett gefärbt, die Aussenschicht bleibt, wie vor der Reaction, gelb bis braun. Cuprammonium-

oxyd verursacht eine starke, unregelmässige Quellung der Innenschicht, die äussere bleibt bei mehrstündiger Einwirkung fast unverändert.

Unter den *Closterium*-Arten mit farbloser Zellhaut sind einige der grösseren ebenfalls längsgestreift, doch lässt sich die äusserst zarte und dichte Streifung in der Regel nur bei homogener Immersion, mitunter erst nach schwacher Färbung der Membran durch Methylviolett, Fuchsin oder Bismarckbraun erkennen. Andere Arten, darunter die meisten kleinen, sind dagegen vollkommen glatt. Die beiden Schichten der Zellmembran konnte ich an Schnitten von *Cl. lunula* direct sehen, bei anderen Species diente zum Nachweis derselben Chlorzinkjod, welches die Innenschicht allein oder stärker als die äussere färbt. Für einige der kleinsten Closterien lässt sich wegen der Zartheit der Membran nichts Sicheres über deren Schichtung sagen. Wenn auch in dieser Gruppe die Zellmembran gewöhnlich farblos und eisenfrei ist, so kann man doch gar nicht selten beobachten, dass dieselbe durch Eiseneinlagerung einen gelben Farbenton annimmt, so z. B. bei *Cl. Ehrenbergii, lunula, parvulum;* bei *Cl. gracile* und *pseudodianae* ist sie sogar viel häufiger hellbraun, als farblos.

Der Porenapparat ist an den *Closterium*-Arten mit farbloser oder wenig eisenhaltiger Membran noch leichter durch Fuchsin oder Methylviolett und essigsaures Kali nachzuweisen, als an den braunen Arten mit kräftigen Längsriefen. Die Porenorgane bestehen ebenfalls nur aus Fäden und Zwiebeln, Prismengallerte fehlt constant. Vollständigen Mangel des Porenapparates konnte ich häufiger beobachten, als bei den Desmidiaceen des Cosmariumtypus. In meinen Notizen finden sich als porenfrei verzeichnet *Closterium acutum, carniolicum, Dianae, gracile, linea, obtusum, parvulum, pronum, pseudodianae, pusillum* — durchwegs Arten von geringer Grösse. An allen grossen und mittelgrossen Arten der Gattung, welche ich in frischem Zustand untersuchen konnte, ist der Porenapparat vorhanden und auch an mehreren Arten von geringer Grösse, wie *Cl. setaceum* und *Venus,* liess sich der Nachweiss von Poren erbringen.

Zelltheilung.

Schon den älteren Beobachtern fielen an der Zellmembran der braunen, längsgestreiften Closterien Querlinien auf, deren Zahl eine wechselnde ist, deren Anordnung jedoch eine gewisse Gesetzmässigkeit nicht verkennen lässt. Sie bilden, dicht nebeneinander liegend, eine Gruppe in der Zellmitte, manche Species zeigen überdies in einer oder beiden Zellhälften eine einzeln stehende Querlinie, welche die betreffende Hälfte in zwei Theile von annähernd gleicher Grösse zerlegt. Durch die Querstreifen, welche die Zellen ringförmig umgreifen, wird die Membran in Abschnitte gegliedert, für deren Bezeichnung bestimmte Namen gebräuchlich sind. Die schmalen, ringförmigen Segmente in der Zellmitte werden Querbinden genannt, die Endstücke der Zellen Schalstücke, die bei manchen Arten zwischen den Schalstücken und Querbinden eingeschalteten breiten Segmente Gürtelbänder.

Die Zelltheilung der Closterien wurde zuerst von Fischer [12] und später von Hauptfleisch [14] beschrieben. Beide Arbeiten brachten werthvolle Beobachtungen, sind aber in wesentlichen Punkten unvollständig und geben daher im ganzen keinen richtigen Ueberblick über den Verlauf des Prozesses. Um den Vorgang der Zelltheilung in der Gattung *Closterium* richtig beurtheilen zu können, ist es nöthig, zunächst über die Structurverhältnisse der Zellmembran an den Segmentgrenzen sich Klarheit zu verschaffen. Weitaus das günstigste Studienobject bildet auch hier wieder *Closterium turgidum* subspec. *giganteum*, von welchem man zur Untersuchung am besten Exemplare mit einer oder mehreren Querbinden auswählt, deren Membran in der älteren Zellhälfte braun, in der jüngeren gelblich ist [1]).

An einem solchen Exemplare wird die Grenze zwischen den beiden verschieden gefärbten Hälften durch einen dunklen Querstreifen markirt (*a* in Tafel 19, Fig. 10). Bei starker Vergrösserung erkennt man hier an der Oberfläche der Membran eine äusserst schmale Unterbrechung der Längsriefen, ebenso fehlen die Poren in einer schmalen Zone zu beiden Seiten der Linie. Am Rande der Zelle kann man bei Einstellung auf die optische Längsaxe sehen, dass die beiden Zellhauthälften mit abgeschrägten Rändern aneinander grenzen und der Rand der dunkler gefärbten (älteren) der übergreifende ist. (Tafel 19, Fig. 11 und 12 bei *a*.) Ein zweiter dunkler Querstreifen liegt, 8—12 μ von dem ersten entfernt, im Bereiche der dunkler gefärbten Zellhälfte; auch an diesem findet man in Flächenansicht die Unterbrechung der Riefen und die porenfreie Zone, im Randbilde eine Linie, welche die Zellmembran schräge durchschneidet. (Tafel 19, Fig. 11 und 12 bei *b*.) Das durch die beiden Querstreifen abgegrenzte ringförmige Segment der braunen Zellhälfte (*a b* in Tafel 19, Fig. 10—12) ist eine Querbinde und diese greift mit zugeschärften Rändern einerseits unter das anstossende Schalstück der älteren, andererseits über den Rand der jüngeren Zellhälfte. Finden sich zwischen der ersten Querbinde und dem zugehörigen älteren Schalstück noch weitere Querbinden eingeschaltet, so sind deren Ränder im gleichen Sinne zugeschärft.

Auch in der jüngeren, lichter gefärbten Zellhauthälfte lässt sich, ungefähr 10 μ von ihrer Grenze gegen die ältere Hälfte entfernt, ein Querstreifen nachweisen, an welchem die Längsriefen unterbrochen sind und die Poren fehlen, doch ist dieser Streifen nicht dunkel, sondern farblos. (*c* in Tafel 19, Fig. 10 und 11.) Am Rande der Zelle zeigt hier die Membran eine deutliche Einkerbung und ist dabei gegen das Zellinnere vorgewölbt, sie bildet daher eine ringförmige Einfaltung, welche sich mit der Mitteleinschnürung der Des-

[1]) Bei den Closteriumarten mit brauner Membran sind die neugebildeten Segmente zunächst farblos, später werden sie gelblich und nehmen mit fortschreitendem Alter einen immer dunkler braunen Farbenton an. Man kann deshalb aus der Farbe der grösseren Zellhautabschnitte im allgemeinen richtig auf die Reihenfolge ihrer Entstehung schliessen. Die schmalen Querbinden dagegen sind durch stärkere Eiseneinlagerung in der Regel intensiver braun gefärbt, als ihrem Alter entsprechen würde.

midiaceen des Cosmariumtypus vergleichen lässt und weiterhin als **Ringfurche** bezeichnet werden soll. (*c* in Tafel 19, Fig. 10—12) Die bräunliche Aussenschicht der Zellhaut fehlt im Grunde der Einkerbung vollständig, die Innenschicht ist an der Einfaltungsstelle stets vollkommen farblos und dabei schwächer lichtbrechend als die gelblich gefärbte Innenschicht in der unmittelbaren Nachbarschaft. Die farblose Partie erscheint im Randbilde innen breiter als aussen, sie bildet gewöhnlich ein sphärisches Dreieck, dessen Scheitel die Oberfläche der Zellhaut in der Mitte der Einkerbung erreicht. Hat man Zellen vor sich, deren jüngere Membranhälfte ebenfalls stark braun ist, so fehlt zwar der Farbencontrast gegen die ältere, dafür tritt aber im Randbilde der farblose Zwickel der Innenschicht in der Ringfurche besonders prägnant hervor. Eine scharfe Abgrenzung des Zwickels von der benachbarten Membran durch eine Trennungslinie besteht nicht. Die Ringfurche ist der einzige Querstreifen in der jüngeren Zellhälfte; sie fehlt an ganz jungen Zellhälften mit dünner, farbloser, noch unausgebildeter Membran, sobald jedoch die erste Spur von Längsriefen auftritt, ist auch die Ringfurche schon nachweisbar.

Wie man sich leicht überzeugen kann, ist auch an den anderen braunen Closterien mit Längsstreifung nebst den Querbinden immer eine Ringfurche vorhanden, deren Entfernung von der Basis der Zellhälfte unter normalen Verhältnissen der Breite einer Querbinde gleichkommt. Bei den Gürtelbandclosterien findet man die Ringfurche bald an einem Schalstücke, bald an einem Gürtelbande, je nachdem es sich um vollständig oder unvollständig entwickelte Exemplare derselben Species handelt. Vollständige Individuen bestehen aus zwei Schalstücken und zwei Gürtelbändern, welche letztere in der Zellmitte nicht unmittelbar aneinander grenzen, sondern durch eine wechselnde Zahl von Querbinden getrennt sind. Hier liegt die Ringfurche im jüngeren Gürtelbande nahe seinem gegen die Zellmitte gerichteten Rande. An unvollständig entwickelten Exemplaren fehlt der jüngeren Zellhälfte das Gürtelband, die Ringfurche liegt nahe der Basis des jüngeren Schalstückes. Was über die Beschaffenheit der Zellhaut an den Grenzen der Querbinden gesagt wurde, gilt auch für die Gürtelbänder.

Die Arten mit farbloser Membran scheinen durchwegs der Gürtelbänder zu entbehren; hier sind die Querbinden und die Ringfurche wegen der Zartheit der Linien und wegen des mangelnden Farbencontrastes der Segmente sehr leicht zu übersehen, bei aufmerksamer Untersuchung wird man dieselben aber niemals vermissen [1]). Erleichtert wird ihr Nachweis durch die Färbung des Porenapparates mit Fuchsin und essigsaurem Kali, da an den Trennungslinien der Querbinden und ebenso an der Ringfurche sich porenfreie Zonen vorfinden.

---

[1]) Eine etwas zweifelhafte Stellung innerhalb der Gattung *Closterium* nimmt eine kleine Gruppe von Arten ein, die sich durch äusserst geringe Grösse, cylindrische, fast gerade Gestalt der Zellen und den Mangel von Endvacuolen mit Gypscrystallen

Die Ringfurche, deren constantes Vorkommen den früheren Untersuchern vollständig entgangen war, ist nun diejenige Stelle, an welcher stets die Zelltheilung stattfindet; die Querbinden entstehen durch die für den Closteriumtypus charakteristische Art der Theilung, die Gürtelbänder durch einen Vorgang, den Fischer [12, p. 263] passend als periodisches Ergänzungswachsthum bezeichnete. Als Ausgangspunkt für die Beschreibung der Zelltheilung bei den gürtelbandlosen *Closterium*-Arten sei ein Keimling gewählt, der noch keine Zelltheilung durchgemacht hat. An einem solchen lässt sich ausser der Ringfurche keine Querlinie nachweisen [1]), die Zusammensetzung der Zellmembran aus zwei Hälften wird nur durch die Unterbrechung der Aussenschicht und das optisch verschiedene Verhalten der Innenschicht in der Ringfurche angedeutet. Den Beginn der Theilung bildet das Auseinanderrücken der Zellhälften unter Dehnung des in der Ringfurche gelegenen Theiles der Innenschicht. An den so entstandenen Membranring setzt innen die Querscheidewand an, welche sich später in zwei Blätter spaltet, worauf auch der Membrancylinder in zwei Hälften zerfällt. Nun wölben sich die jungen Zellhälften vor, werden kegelförmig, bleiben aber nur durch kurze Zeit an den Scheiteln verbnnden; bei ihrer Trennung ist Häutung nie zu beobachten. Noch bevor die beiden neuen Zellhälften ihre Ausbildung vollendet haben, entsteht an der Basis einer jeden, nahe der Verbindungsstelle mit der älteren Zellhälfte, eine neue Ringfurche und es zeigt nunmehr jede der Tochterzellen zwei Querstreifen, einen an der Verbindungsstelle der alten mit der neuen Zellhälfte, während der zweite von der Ringfurche gebildet wird. (Tafel 20, Gruppe A, Fig. b_1, b_2.) Bei der nächsten Theilung ist die neue Ringfurche die Stelle, an welcher das Auseinanderrücken der Zellhälften und die Scheidewandbildung stattfindet; sind dann die jungen Zellhälften herangewachsen und mit neuen Ringfurchen versehen, so hat man zwei Individuen vor sich, welche wohl Schwesterzellen, aber doch von einander verschieden sind. Das eine besitzt eine Querbinde und die Ringfurche, zeigt somit drei Querstreifen und besteht aus einer Zellhauthälfte der Grossmutter, einer von der Mutter stammenden Querbinde und einer neugebildeten Zellhälfte. (Tafel 20, Gruppe A, Fig c_1.) Das andere Individuum mit zwei Querstreifen besteht aus einer unvollständigen Zellhauthälfte der Mutter (es fehlt das Stück, welches die Schwesterzelle als Querbinde erhielt) und einer neugebildeten Hälfte. (Tafel 20, Gruppe A, Fig c_2.) Theilt sich das Individuum, welches eine Querbinde besitzt, nochmals, so wird eine der Tochterzellen zwei Querbinden, die andere keine besitzen u. s. f. wie aus den schematischen Ab-

---

auszeichnen. W. u. G. S. West [33, p. 152] trennten diese Gruppe von *Closterium* ab und fassen dieselbe als eigene Gattung auf, welche sie Roya benannten. Es fehlte mir an Gelegenheit, hierher gehörige Arten genauer zu untersuchen und ich kann daher nicht angeben, ob dieselben im Bau der Membran und in der Zelltheilung mit den anderen Closterien übereinstimmen.

[1]) An Keimlingen von *Cl. acerosum* konnte ich mich davon überzeugen, dass die Ringfurche vorhanden war und weitere Querlinien fehlten.

bildungen Tafel 20, Gruppe A besser als aus einer längeren Beschreibung zu ersehen ist. Die Bindenzahl der einzelnen Individuen jeder Generation wurde für zehn Generationen in der folgenden Tabelle A zusammengestellt.

Tabelle A. Gürtelbandlose Closterien.

Generationen.	Individuenzahl nach der Anzahl der Querbinden geordnet.										Summe der Individuen einer Generation.
Binden	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
I.	2										2
II.	2	2									4
III.	4	2	2								8
IV.	8	4	2	2							16
V.	16	8	4	2	2						32
VI.	32	16	8	4	2	2					64
VII.	64	32	16	8	4	2	2				128
VIII.	128	64	32	16	8	4	2	2			256
IX.	256	128	64	32	16	8	4	2	2		512
X.	512	256	128	64	32	16	8	4	2	2	1024
Summe	1024	512	256	128	64	32	16	8	4	2	2046

Bei den Gürtelbandclosterien verläuft die Zelltheilung bis zur Trennung der Tochterzellen in gleicher Weise, wie bei den Closterien ohne Gürtelbänder, dieselbe führt aber nicht unmittelbar zur Ausbildung einer vollständigen neuen Zellhälfte, sondern zunächst zur Anlage des Endstückes (Schalstückes), welches auch eine Ringfurche an seiner Basis erhält. Wenn die Membran des neuen Schalstückes ihre volle Ausbildung erlangt hat, erfolgt dann nach kürzerer oder längerer Pause die Ergänzung durch Einschaltung eines Gürtelbandes, indem in der Ringfurche, deren Ränder auseinanderrücken, ein zarter Membrancylinder erscheint. Dieser wächst bis zur Länge eines Gürtelbandes heran und erhält nahe seinem gegen die Zellmitte gelegenen Rande eine Ringfurche. Mit der Entwickelung von Längsstreifen und Poren in der Zellhaut des Gürtelbandes ist dann das Wachsthum der jungen Zellhälfte abgeschlossen und es kann eine neue Theilung stattfinden. Durch die Einschiebung des Gürtelbandes wurde von dem jüngeren Schalstück ein schmaler Membranring abgetrennt, welcher nunmehr zwischen der älteren Zellhälfte und dem neuen Gürtelband eine Querbinde bildet.

Wie man aus dem Gesagten und aus den schematischen Figuren Tafel 20, Gruppe B ersieht, führt bei den Gürtelbandclosterien nicht nur jede Zelltheilung (von der ersten abgesehen), sondern auch jede Einschaltung eines Gürtelbandes zur Abgliederung einer Querbinde. Die Zahl der Querbinden an den einzelnen Individuen von zehn Generationen ist in Tabelle B ersichtlich gemacht. Die Tabelle bezieht sich auf vollständig ausgebildete Exemplare mit zwei Gürtelbändern, halberwachsene mit einem Gürtelband werden stets um eine Querbinde weniger besitzen, als complete Individuen derselben Generation.

Tabelle B. Gürtelband-Closterien.

Generationen.	Individuenzahl nach der Anzahl der Querbinden geordnet.										Summe der Individuen einer Generation.
	Binden	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	
I.	2										2
II.	2	2									4
III.	4	2	2								8
IV.	8	4	2	2							16
V.	16	8	4	2	2						32
VI.	32	16	8	4	2	2					64
VII.	64	32	16	8	4	2	2				128
VIII.	128	64	32	16	8	4	2	2			256
IX.	256	128	64	32	16	8	4	2	2		512
X.	512	256	128	64	32	16	8	4	2	2	1024
Summe	1024	512	256	128	64	32	16	8	4	2	2046

Fraglich könnte nur die Art der Entstehung des ersten Gürtelbandes sein. Höchst wahrscheinlich kommt dasselbe, wie in Tafel 20, Gruppe B, Fig. a* dargestellt, in der Weise zu stande, dass der Keimling zunächst zwischen seine Schalstücke ein Gürtelband einschaltet, welches doppelt so lang ist, als die später gebildeten, und in seiner Mitte eine Ringfurche erhält. Nach der ersten Zelltheilung hat dann jede der beiden Tochterzellen ein altes und ein neues Schalstück und ein Gürtelband, aber noch keine Querbinde. (Tafel 20, Gruppe B, Fig. b_1, b_2.) Würde dagegen der Keimling nur ein Gürtelband von gewöhnlicher Länge einschalten und die Ringfurche nahe der Verbindungsstelle mit einem der Schalstücke angelegt werden, so müsste nach der Theilung der Zelle das eine der Tochterindividuen durch alle folgenden Generationen eine Querbinde zwischen Schalstück und Gürtelband der älteren Zellhälfte besitzen, was ich bisher an normal entwickelten Exemplaren nicht beobachten konnte.

Die Unterschiede zwischen der obigen Darstellung der Zelltheilung und jener, welche Hauptfleisch gab, erklären sich zunächst dadurch, dass Hauptfleisch die Ringfurche in ihrer Bedeutung als präformirte Theilungsstelle nicht kannte. Er nahm daher für die braunen, längsgestreiften Closterien sowohl bei der Theilung als bei der Einschaltung von Gürtelbändern ein ringförmiges Durchreissen der Zellmembran an. Ebenso waren ihm die Querbinden der Arten mit farbloser, glatter Membran entgangen und er schloss daraus, dass bei diesen Arten jede Theilung an der gleichen Stelle, an der Grenzlinie der beiden Schalen stattfinde, wie bei den Desmidiaceen des Cosmariumtypus. Für die Entstehung der Querbinden gab Fischer eine Erklärung, deren Unrichtigkeit schon durch Hauptfleisch erwiesen wurde.

Wie oft an einer und derselben Closteriumzelle die Theilung stattfinden kann, ist noch nicht sichergestellt; Fischer sah von *Closterium monili-*

ferum, einer gürtelbandlosen Art, ein Exemplar mit neun Querbinden, welches somit neun Theilungen absolvirt hatte, West [**35**, p. 378] fand ein Individuum von *Cl. striolatum* mit einem Gürtelband und 20 Querbinden, d. h. es hatte diese Zelle sogar elfmal sich getheilt.

Abweichungen von dem beschriebenen typischen Verlaufe der Zelltheilung kann man nicht selten beobachten, am häufigsten abnorme Breite einzelner Querbinden, welche dann den Anschein von Gürtelbändern gewähren. An den Gürtelbandclosterien kann überdies statt einer Zelltheilung die Einschaltung eines überzähligen Gürtelbandes erfolgen, oder umgekehrt vorzeitige Zelltheilung statt der Einschiebung eines Gürtelbandes. Besonders häufig sah ich derartige Abnormitäten, auf welche bereits Fischer und Hauptfleisch aufmerksam machten, an *Closterium costatum.* Sie verdienen darum Beachtung, weil, wie später gezeigt werden soll, in einer Artengruppe der Gattung *Penium* ein unregelmässiger Wechsel zwischen Zelltheilung und periodischem Ergänzungswachsthum als normaler Vorgang zu beobachten ist.

Der Vergleich des Closterium- mit dem Cosmariumtypus lässt wohl eine Aehnlichkeit des Baues der Zellmembran erkennen, die Zelltheilung jedoch ist wesentlich verschieden. Bei den Desmidiaceen des Cosmariumtypus findet die Theilung stets an der Verbindungsstelle der Zellhauthälften statt, die Theilungsstelle ist präformirt und fix; die *Closterium*-Arten haben zwar ebenfalls eine präformirte Theilungsstelle, die Ringfurche, aber die späteren Theilungen erfolgen nicht mehr an der Stelle der vorangegangenen, sondern es rückt die Theilungsstelle in gesetzmässiger Weise in der Richtung gegen die Zellmitte vor. Eine Gruppe der *Closterium*-Arten zeigt überdies typisches periodisches Ergänzungswachsthum, welches im Cosmariumtypus durchwegs fehlt.

Peniumtypus.

Die charakteristischen Besonderheiten im Bau der Zellmembran und in der Zelltheilung, welche als Peniumtypus beschrieben werden sollen, finden sich nur in einem Theile der Gattung *Penium,* fast ausschliesslich nur an Arten mit längsgestreifter oder gekörnelter Membran. Da auch diese untereinander erhebliche Verschiedenheiten zeigen, so lässt sich eine genauere Beschreibung jeder einzelnen der untersuchten Arten nicht umgehen.

Penium cylindrus (Ehrbg.) Bréb.

Im ganzen betrachtet besteht die Zellmembran dieser Species entweder aus zwei Schalstücken, die ungefähr in der Zellmitte mit einander vereinigt sind, oder es findet sich ausserdem, zwischen die beiden Schalstücke eingeschaltet, eine wechselnde Zahl von Gürtelbändern vor. Farbe, Structur und Dicke der einzelnen Segmente sind von deren Alter abhängig und zeigen oft recht auffällige Unterschiede, wie aus den Abbildungen Tafel 20, Fig. 1—10 ersehen werden kann. Ganz jugendliche Zellhautabschnitte sind vollkommen farblos, besitzen schwache Contouren und lassen auch nach

Tinction mit Anilinfarben weder Schichtung, noch irgend eine andere Structur erkennen. Später werden die Contouren schärfer, es treten in Flächenansicht grauliche Pünktchen hervor, die in Distanzen von 0,5—1 μ ohne Ordnung, aber ziemlich gleichmässig vertheilt sind und durch Fuchsinlösung mit Nachspülen von essigsaurem Kali rosenroth gefärbt werden können. Das Randbild der Zellmembran zeigt dann den Innencontour als rosenrothe Linie, von welcher aus dünne, rothe Fäden quer durch die ganze Dicke der Membran bis zu deren äusserer Grenze ziehen, wo sie meist mit einer schwachen Anschwellung endigen. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung nimmt die Zellhaut allmählig bedeutend an Dicke zu — von 0,4 bis 1,2 μ — die Contouren werden schärfer, die feinen färbbaren Fäden gestalten sich zu kräftigen, scharf begrenzten, über die Oberfläche der Zwischensubstanz etwas prominenten Stäben mit abgestutzten oder abgerundeten, meist etwas verdickten Enden um. Gleichzeitig nimmt die Zellhaut durch Eiseneinlagerung zunächst einen gelblichen Farbenton an, der sich allmählig bis zum dunklen Rothbraun vertieft. Wie die Untersuchung der Randpartieen bei Koch'scher Beleuchtung ergiebt, ist die gelbe oder braune Farbe auf die Stäbe und eine dünne Schicht an der Innenfläche der Zellhaut beschränkt, von welcher die Stäbe ihren Ausgang nehmen, während die Zwischensubstanz zwischen den Stäben farblos bleibt. In dem Maasse, als die Stäbe mit fortschreitendem Wachthum intensiver braun werden, nimmt auch ihr Umriss an Schärfe zu, die Zwischensubstanz dagegen zeigt an alten, dunkelbraunen Segmenten gegen aussen einen schwächeren Contour als an jüngeren, ist also weniger stark lichtbrechend geworden. An den Enden alter Schalstücke scheint übrigens auch in die Zwischensubstanz eine schwache Eiseneinlagerung mitunter stattzufinden.

Die Dickenzunahme der Zellmembran erfolgt durch Zuwachs nach aussen, es ragen daher im Randbilde die alten Segmente vor die angrenzenden jüngeren je nach ihrer Altersdifferenz mehr oder weniger stark gegen aussen vor, während der Innencontour der Membran um die ganze Zelle gleichmässig verläuft.

Prüft man die Zellmembran von *Penium cylindrus* mit Jodjodkalium und Schwefelsäure auf ihren Cellulosegehalt, so tritt regelmässig Blaufärbung ein, doch erstreckt sich dieselbe nur an sehr jungen Segmenten auf die ganze Dicke der Membran; an älteren Segmenten mit entwickelten Stäben wird nur eine schmale Innenschicht blau, die Aussenschicht dagegen gelb gefärbt. Ebenso färbt auch Chlorzinkjod junge, vollkommen structurlose Zellhautabschnitte der ganzen Dicke nach violettroth, an älteren dagegen nur eine schmale Innenschicht, während die Aussenschicht gelb wird. Die hellgelbe Färbung der äusseren Zellhautschicht, welche nach Einwirkung der genannten Reagentien eintritt, erstreckt sich auf die Stäbe und die Zwischensubstanz und ist von dem Eisengehalt der Membran ganz unabhängig [1]).

[1]) Im Selzthaler Moor fand ich nur eisenfreie Exemplare von *Penium cylindrus*, an welchen die Zellmembran sowohl der jüngeren als der älteren Segmente voll-

Die hyaline und sehr schwach lichtbrechende innere Zellhautschicht lässt sich in der Regel nur durch die Cellulosereaction nachweisen. An jungen Segmenten mit schwach entwickelten Stäben wird dieselbe nach starker Fuchsinfärbung und Zusatz von essigsaurem Kali hie und da durch Farbstoffniederschläge an ihrer Innenfläche kenntlich.

Anilinsulfat ruft an farblosen Segmenten mit deutlich entwickelter Aussenschicht keine Gelbfärbung hervor. Cuprammoniumoxyd löst nur ganz junge Zellhautabschnitte nach mehrstündiger Einwirkung vollständig, ältere bekommen allmählig etwas schwächere Umrisse, doch bleiben die Stäbe sowie die äussere Grenze der Zwischensubstanz deutlich. Concentrirte Schwefelsäure löst schnell die ganze Zellmembran. In kalter Kalilauge quillt die Zwischensubstanz der Aussenschicht und verliert ihren scharfen Contour, die Stäbe dagegen bleiben unverändert. Jodjodkalium veranlasst keine Farbenänderung. Gelbes Blutlaugensalz und Salzsäure färbt, wie an den Randbildern bei Koch'scher Beleuchtung deutlich wird, eine dünne Lage der Zellhaut an der inneren Grenze der Aussenschicht und ebenso die Stäbe, welche von dieser Lage ausgehen, mehr oder weniger intensiv blau; die Zwischensubstanz zwischen den Stäben erscheint farblos, nur an den Enden alter Schalstücke zeigt sie einen bläulichen Ton. Junge vor der Reaction farblose Segmente bleiben auch nachher in toto farblos.

Die Zellhaut von *Penium cylindrus* ist somit keineswegs einfach gebaut; von den beiden Schichten, aus welchen sie besteht, giebt nur die innere Cellulosereaction, während die äussere eine Modification der Cellulose zu enthalten scheint. Bei voller Entwickelung der Aussenschicht findet man in dieser eine Grundlamelle, von welcher stabförmige Promineuzen sich erheben, und eine den Raum zwischen den Stäben ausfüllende Zwischensubstanz. Nur die Grundlamelle und die Stäbe lagern Eisenoxydhydrat ein, wobei ihre Farbe immer dunkler braun, ihre Consistenz anscheinend grösser wird; die Zwischensubstanz, deren Dichte, nach dem optischen Verhalten zu schliessen, mit fortschreitendem Alter allmählig abnimmt, bleibt eisenfrei und farblos.

Penium margaritaceum (Ehrbg.) Bréb.

Die Zellhaut wird durch Querstreifen in Segmente gegliedert, deren Zahl und Breite variabel ist. Ganz junge Segmente besitzen eine zarte, farblose und structurlose Membran, an älteren sind die Contouren schärfer, die Farbe wird gewöhnlich, aber nicht immer, durch Eiseneinlagerung gelb bis braun. Ueber die Oberfläche der ganzen Zelle, mit Ausnahme der allerjüngsten Segmente, verlaufen parallele, dicht stehende Längsriefen, häufig in leichter spiraliger Drehung. Die abgeplatteten Riefen sind durch schmale Furchen

---

kommen farblos war. Nichtsdestoweniger rief auch hier Jod und Schwefelsäure und ebenso Chlorzinkjod Gelbfärbung der Aussenschicht hervor. An braunen, eisenhaltigen Exemplaren wird durch die Einwirkung dieser Reagentien das Eisen gelöst, es verschwindet daher die braune Farbe, während die hellgelbe Färbung, welche an ihre Stelle tritt, an jüngeren und älteren Segmenten die gleiche Nuance zeigt.

von einander getrennt und besitzen eine gekörnte Oberfläche. (Tafel 19, Fig. 13.) Wie die Untersuchung bei homogener Immersion zeigt, bestehen die unregelmässig gestalteten Körner selbst wieder aus Gruppen sehr kleiner Körnchen, welche in den Furchen zwischen den Riefen nicht nachzuweisen sind. (Tafel 19, Fig. 14.) Die Randbilder der Zellhaut lassen eine schwach lichtbrechende innere und eine äussere Schicht mit scharfen Contouren erkennen. Erstere ist structurlos und speichert Methylviolett stärker auf als die Aussenschicht, die letztere zeigt an den Randbildern der Riefen eine radiäre Streifung, besonders deutlich an den Endabschnitten der Zellen. Schon aus diesen Bildern kann man schliessen, dass die Körnelung der äusseren Zellhautschicht durch dichtgestellte kurze Stäbe hervorgerufen werde, noch überzeugender tritt diese Structur an den Scheitelflächen der Zellen hervor, wo die verhältnissmässig langen und kräftigen Stäbe mosaikartig dicht nebeneinander stehen, ohne durch Furchen getrennt zu sein. Eine Zwischensubstanz zwischen den Stäben der äusseren Zellhautschicht lässt sich weder direct erkennen, noch durch Färbung nachweisen.

Gegen Jod und Schwefelsäure verhält sich die Membran von *Penium margaritaceum* genau so, wie jene von *P. cylindrus;* es färbt sich die innere Schicht blau, die äussere hellgelb. Cuprammoniumoxyd bewirkte nach zweistündiger Einwirkung nur eine sehr geringe Quellung der äusseren Schicht der Zellmembran.

Penium spirostriolatum Barker.

Eine der vorigen nahe verwandte Art, deren Membran ebenfalls mit einer wechselnden Zahl von Querstreifen und ausserdem mit Längsriefen versehen ist. Die Farbe älterer Segmente ist häufig gelb bis bräunlich, die Längsriefen verlaufen mehr oder weniger spiralig gedreht, bald parallel, bald mit einander anastomosirend, mitunter selbst netzartig verzweigt [1]). Die Form, welche mir zur Untersuchung vorlag, zeichnet sich durch besonders stark entwickelte Längsriefen aus und es erscheinen deshalb die Zellen an den Rändern geflügelt. (Tafel 19, Fig. 15.) Im Verhältniss zu ihrer Höhe sind die Riefen schmal, die Zwischenräume zwischen denselben breit. Eine Körnelung der Membran lässt sich weder an den Riefen selbst, noch zwischen denselben nachweisen. Der flache Scheitel der Zellen, an dessen Rande die Längsriefen scharf abgeschnitten endigen, ist wie bei *Penium margaritaceum* mit dichtstehenden kräftigen Stäben besetzt und zeigt daher bei Einstellung auf die optische Axe eine sehr deutliche radiäre Streifung. Im ganz jugendlichen Zustand ist die Zellhaut dünn und structurlos, erst später treten die Längsriefen als zarte Streifen auf und werden mit zunehmendem Alter allmählig höher.

Jod und Schwefelsäure färbt eine dünne innere Zellhautschicht blau, die breite äussere mit den Längsriefen sowie den Stäben der Scheitelflächen gelb.

---

[1]) Vergl. G. S. West [**35**, p. 377 T. 8 f. 1—12].

Durch Chlorzinkjod wird ebenfalls die Aussenschicht gelb gefärbt, die Innenschicht nach 24 Stunden violett oder röthlich. Cuprammoniumoxyd lässt die Längsriefen ausserordentlich scharf hervortreten, nach zweistündiger Einwirkung sind die Contouren kaum schwächer. Anilinsulfat ruft keine Farbenänderung hervor, Kalilauge nach 24 Stunden ziemlich starke Quellung.

Penium polymorphum Perty.

Die relativ dicke Zellmembran zeigt ausser einer sehr feinen und dichten Längsstreifung noch eine oder mehrere Querlinien (Tafel 19, Fig. 16—21) und besteht daher entweder nur aus zwei Schalstücken oder, wie bei den früher beschriebenen Arten, aus Schalstücken und Gürtelbändern. Die Längsstreifung wird durch schmale, platte, dicht nebeneinander verlaufende Riefen bedingt, was am besten bei Untersuchung der Zellen in Cuprammoniumoxyd zu erkennen ist. Nach Färbung von Quetschpräparaten mit Fuchsin und Durchleiten von essigsaurem Kali durch das Präparat erscheinen in der blassrothen Zellhaut Längsreihen von scharf begrenzten dunkelrothen Körnern, welche derart angeordnet sind, dass jede der Längsriefen eine Reihe der Körner enthält. Das Randbild der Zellen zeigt keine radiäre Streifung der Membran, die gefärbten Körner liegen unmittelbar an der Oberfläche der Zellhaut und reichen nicht in die Tiefe. (Tafel 18, Fig. 44, 45.) Sehr junge Zellhautsegmente entbehren sowohl der Längsriefen, als der färbbaren Körner, die letzteren scheinen in älteren Segmenten um ein geringes an Grösse zuzunehmen. Erwähnung verdient noch, dass auch bei *P. polymorphum* gelegentlich ältere Segmente durch Eiseneinlagerung eine gelbliche oder blassbraune Farbe annehmen können.

Jod und Schwefelsäure bewirkt Blaufärbung der inneren, Gelbfärbung der äusseren Membranschicht, Cuprammoniumoxyd löst die Zellhaut, so lange dieselbe noch zart und structurlos ist, sobald dagegen die Längsstreifung vorhanden, tritt keine nennenswerthe Einwirkung des Reagens ein.

Penium didymocarpum Lund.

Die Art hat mit *P. polymorphum* im Habitus Aehnlichkeit, doch fehlt der Zellmembran die Längsstreifung, auch lassen sich durch Fuchsin färbbare Körner oder Stäbe nicht nachweisen. Die Membran kürzerer Exemplare besteht aus zwei Schalstücken, deren Grenze in der Zellmitte durch eine Querlinie markirt ist, an längeren Zellen liessen sich ein oder mehrere Gürtelbänder unterscheiden. Es fand sich auch ein Exemplar mit gelblichen Schalstücken und farblosem Gürtelband.

Nach Einwirkung von Jod und Schwefelsäure wurde die Zellhaut hellblau, durch Chlorzinkjod violettroth; eine anders gefärbte Aussenschicht war nicht erkennbar. Cuprammoniumoxyd, welches durch zwei Stunden wiederholt zugeleitet wurde, löste die Membran nicht.

Zwischen den beschriebenen *Penium*-Arten bestehen bezüglich der Structur der Membran erhebliche Unterschiede; wir finden darunter eine Species mit

glatter einfach gebauter Zellhaut neben anderen, deren äussere Zellhautschicht aus Elementen von verschiedener optischer und chemischer Beschaffenheit in complicirter Art zusammengesetzt ist. Alle aber stimmen darin mit einander überein, dass ihnen der Porenapparat vollständig mangelt und auch keine Prismengallerte zur Ausbildung gelangt.

Zelltheilung.

Nach Hauptfleisch's Angabe [**14**, p. 63] wird die Zelltheilung der *Penium*-Arten mit gekörnelter Membran durch das Auseinanderweichen der abgeschrägten Ränder beider Schalstücke unter Einschaltung eines zarten Membranringes eingeleitet und es folgt darauf die Ausbildung der Querscheidewand etc., wie bei den Desmidiaceen des Cosmariumtypus. Die Einschiebung eines Gürtelbandes dagegen soll mit einem ringförmigen Querriss durch die Zellhaut beginnen und ein an der Innenseite der Rissstelle neugebildeter Membranring allmählig zum neuen Gürtelbande heranwachsen. Aus der wegen ihrer Knappheit unklaren Beschreibung des Autors müsste man schliessen, dass die Zelltheilung stets an derselben Stelle stattfinde, während Gürtelbänder an beliebigen Stellen eingeschaltet werden könnten. Beides aber entspricht, wie wir sehen werden, den Thatsachen nicht.

Untersucht man bei den beschriebenen *Penium*-Arten die Vereinigungsstellen der Segmente, so erscheinen diese in der Draufsicht als Querlinien, im Randbilde meist als leichte Einkerbungen des Aussencontours der Zelle. Die Sculptur der äusseren Zellhautschicht (Längsstreifen, Stäbe) zeigt eine schmale Unterbrechung, bei *Penium cylindrus* ist die Verbindungsstelle alter, brauner Segmente nicht selten durch eine schmale, farblose Zone markirt; ob die Segmentränder abgeschrägt sind, lässt sich nicht entscheiden. An breiteren Gürtelbändern findet man, besonders wenn dieselben in der Zellmitte liegen, eine Ringfurche, ähnlich der für die Gattung *Closterium* beschriebenen. Sie nimmt gewöhnlich die Mitte des Gürtelbandes ein und erscheint an jungen Gürtelbändern als schwache ringförmige Einfaltung der Membran, an älteren als farblose Zone, in deren Bereich die Aussenschicht fehlt.

Die Vorgänge bei der Zelltheilung und Gürtelbandbildung lassen sich am besten an *Penium cylindrus* verfolgen, weil hier die Contraste zwischen Segmenten verschiedenen Alters am stärksten ausgesprochen sind. Wenn auch die Zahl der Segmente an den einzelnen Exemplaren eine verschiedene ist, so überwiegen doch der Menge nach bedeutend solche Individuen, welche entweder nur aus zwei Schalstücken bestehen oder nebst den beiden Schalen noch ein einzelnes Gürtelband besitzen. An zweischaligen Individuen ist entweder das Entwickelungsstadium beider Schalen vollkommen gleich, so dass man annehmen kann, es handle sich um Keimlinge, d. h. Zellen, welche noch keine Theilung absolvirt haben, oder es lässt sich eine ältere und eine jüngere Schale unterscheiden. Im letzteren Falle muss die betreffende Zelle mindestens einmal sich getheilt haben. (Tafel 20, Fig. 2.) Die Schal-

stücke der Keimlinge bestehen nicht immer aus einem einzigen Stück; an einzelnen findet man, bald der Basis, bald dem Scheitel näher, eine äusserst schmale farblose Zone, in deren Bereich die Aussenschicht fehlt, welche sich somit wie die Ringfurche der Gürtelbänder verhält. (Tafel 20, Fig. 2, 3, oberes Schalstück.) Dass Keimlinge sich häufig direct theilen, ohne vorher ein Gürtelband einzuschalten, beweist die grosse Zahl von Zellen, die nur aus einem älteren und einem jüngeren Schalstück bestehen, auch findet man mitunter die aus einer solchen directen Theilung hervorgegangenen Tochterindividuen noch an den Scheiteln zusammenhängend; die Theilungsstelle ist fast immer die Grenzlinie der beiden Schalstücke, doch kann auch gelegentlich an dem früher beschriebenen Querstreifen im Bereiche eines Schalstückes eine Zelltheilung stattfinden und es wird dann eines der Tochterindividuen aus einem unvollständigen alten und einem vollständigen neuen Schalstück bestehen. (Tafel 20, Fig. 1.)

Wenn zweischalige Individuen, mögen sie Theilungen durchgemacht haben oder nicht, ein Gürtelband einschalten, so geschieht das ebenfalls an der Vereinigungsstelle der Schalen (Tafel 20, Fig. 3), ausnahmsweise an der wiederholt erwähnten präformirten Querlinie, welche sich an einzelnen Schalstücken vorfindet. Nach der Ausbildung des ersten Gürtelbandes können noch weitere eingeschoben werden oder es erfolgt eine Zelltheilung. Beides, Theilung und Gürtelbandbildung, findet entweder in der Ringfurche des ersten Gürtelbandes statt (Tafel 20, Fig. 6, 9), oder an der Grenze zwischen dem Gürtelband und den Schalstücken (Tafel 20, Fig. 7), gegebenenfalls auch wohl an der präformirten Theilungsstelle im Bereiche eines Schalstückes.

Da der Wechsel zwischen Theilung und Gürtelbandbildung ohne bestimmte Regel erfolgt und desto mehr Combinationen möglich sind, je mehr Segmente eine Zelle bereits besitzt, so gelangen nicht selten Individuen von ganz paradoxem Aussehen zur Beobachtung, an denen Segmente sehr verschiedenen Alters unmittelbar nebeneinander liegen und die ältesten Zellhautabschnitte bald an den Enden, bald in der Mitte sich finden. In Tafel 20, Fig. 4, 5, 8, 10 sind derartige Exemplare abgebildet, die Ableitung der Figuren 4 und 10 aus Keimlingen ist in den nebenstehenden Textfiguren (p. 385, Fig. 1 und 2) ersichtlich gemacht.

Die Zellmembran von *Penium polymorphum* ist entweder aus zwei Schalstücken zusammengesetzt, oder sie lässt ausser diesen noch 1 bis 4 Gürtelbänder erkennen. (Tafel 19, Fig. 16—21.) Die Theilung findet entweder direct an der Vereinigungsstelle der Schalen statt, oder es wird an der gleichen Stelle zunächst ein Gürtelband eingeschaltet, welches in seiner Mitte eine Ringfurche erhält. (Tafel 19, Fig. 21.) Die präformirten Stellen für spätere Theilungen oder Gürtelbandanlagen sind, wie bei *P. cylindrus*, entweder die Segmentgrenzen oder die Ringfurche des Gürtelbandes. Bei *Penium didymocarpum* verlaufen Zelltheilung und Gürtelbandbildung wie bei *P. polymorphum*.

Penium margaritaceum und *spirostriolatum* unterscheiden sich von den drei soeben beschriebenen Arten insofern, als hier, wie es scheint, regel-

Fig. 1.

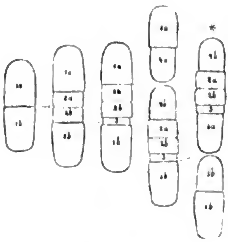
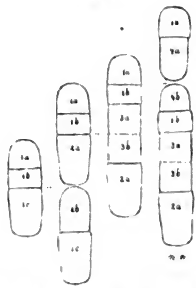


Fig. 2.



1. Ableitung der Fig. 4 in Tafel 20 (hier durch * markirt) aus dem Keimling. Die gleichzeitig gebildeten Segmente sind mit gleichen Ziffern bezeichnet, die ältesten mit 1 u. s. f.
2. Ableitung der Fig. 10 in Tafel 20 (hier durch ** markirt) aus dem Keimling. Bezeichnungen wie oben.

mässig die Schalstücke selbst aus mehreren Segmenten bestehen, so dass schon an den Keimlingen ausser der Verbindungsstelle der Schalen mehrere präformirte Stellen für Theilung und Gürtelbandbildung vorhanden sind. Einige Exemplare von *Penium margaritaceum,* an welchen die älteren Zellhautsegmente durch ihre braune Farbe von den farblosen jüngeren leicht unterschieden werden können, sind in Tafel 20, Fig. 11—14 dargestellt.

Die Trennung der Tochterzellen nach der Theilung kommt bei allen hier beschriebenen *Penium*-Arten frühzeitig zu stande, Häutung der neugebildeten Schalstücke konnte dabei nie nachgewiesen werden.

Ueberblickt man das, was über die Zelltheilung der *Penium*-Arten hier mitgetheilt wurde, so ist eine Aehnlichkeit mit dem Theilungsprozesse der Closterien unverkennbar, welche in dem Vorkommen der Ringfurche und in der Gürtelbandbildung ihren Ausdruck findet. Andererseits lassen sich aber auch charakteristische Unterschiede herausfinden. Bei *Closterium* giebt es nur eine Stelle, an welcher die Theilung erfolgen kann — die Ringfurche —, spätere Theilungen finden nie mehr an der Stelle einer früheren statt, die Ringfurche wird nach jeder Theilung neu angelegt und schreitet dabei regelmässig centripetal fort. Wo Gürtelbänder vorhanden sind, ist deren Zahl auf zwei beschränkt, Zelltheilung und Gürtelbandbildung alterniren regelmässig. Eine so strenge Gesetzmässigkeit wird man im Peniumtypus vergeblich suchen; die Zellen können Gürtelbänder anlegen, aber auch schon vorher sich theilen, die Theilung kann wiederholt an gleicher Stelle erfolgen, die Zahl der Gürtelbänder ist anscheinend keine streng begrenzte, Theilung und Gürtelband-

bildung wechseln unregelmässig, mit der Zahl der Gürtelbänder wächst auch jene der Stellen für Theilung und Gürtelbandbildung. Im Peniumtypus ist somit die Theilungsstelle präformirt, aber variabel und unregelmässig wechselnd, das periodische Ergänzungswachsthum vorhanden, aber atypisch.

Gonatozygontypus.

Die beiden zu diesem Typus gehörigen Gattungen *Gonatozygon* und *Genicularia* stimmen nach de Bary's Untersuchungen im Bau der Zellmembran sowie im Verhalten bei der Zelltheilung und Zygosporenbildung vollkommen überein und unterscheiden sich nur durch die Disposition der Chlorophoren. Die Gruppe ist arm an Arten und die Abgrenzung der letzteren wird durch die monotone Gestalt der Zellen erschwert. Es lassen sich nach der Zellform zwei Artengruppen unterscheiden, die eine, als deren Repräsentant *Gonatozygon asperum* Bréb. gelten kann, mit spindelförmigen, die andere, *Gonatozygon Ralfsii* de Bary und seine Verwandten sowie *Genicularia spirotaenia* de Bary umfassend, mit cylindrischen Zellen. Die Zellenden sind gewöhnlich etwas aufgetrieben, die Oberfläche der Membran ist selten glatt, meist „durch unregelmässig vertheilte spitze Prominenzen feinpunktirt rauh“ oder bei stärkerer Entwickelung der Prominenzen feinstachelig. Die grösste Länge, 5—8 μ, erreichen diese zarten Stacheln bei den exotischen Arten *Gonat. aculeatum* Hastings und *pilosum* Wolle; eine von Nordstedt [**36**, p. 48] beschriebene Varietät des *Gonat. Ralfsii* besitzt Stacheln von etwa 2,5 μ Länge, in den Teichen von Wittingau kommt eine kleine, gedrungene Form derselben Species mit Stacheln von ungefähr 1,5 μ Länge vor. Die Untersuchung der Wittingauer Exemplare liess nach starker Färbung mit Fuchsinlösung zwischen den Stacheln eine schwach lichtbrechende Zwischensubstanz erkennen, welche den Farbstoff im Gegensatz zu den Stacheln und der darunterliegenden Zellhaut nur sehr wenig aufgenommen hatte. Sie füllt den Raum zwischen der Basis und den Enden der Stacheln rings um die ganze Zelle mit Ausnahme der Endflächen vollständig aus. Die Stacheln selbst sind beträchtlich dünner und zarter als jene der Desmidiaceen des Cosmariumtypus, sie zeigen eine etwas verbreiterte Basis und abgestutzte oder abgerundete Enden. Die Membran der schwach convexen Endflächen entbehrt ausnahmslos der Stacheln und ist auch dünner als die übrige Zellhaut. Der Uebergang der dickeren Zellhaut der Seitenflächen in die dünnere der Scheitel erfolgt nicht allmählig, sondern ist durch eine Stufe markirt, welche die Scheitelflächen ringförmig umgiebt. (Tafel 19, Fig. 22, 23.) De Bary schloss daraus bei *Genicularia* auf das Vorhandensein einer „auf die Seitenwände beschränkten äussersten Membranschicht, welcher die Prominenzen angehören“.

Bei *Gonatozygon asperum* ist diese Aussenschicht viel schwächer entwickelt, die Stacheln sind höchstens 0,5 μ lang, die Zwischensubstanz zwischen denselben zeigt Lücken, das Verhalten der Endflächen stimmt mit dem für *G. Ralfsii* beschriebenen überein. (Tafel 20, Fig. 25.) Der Porenapparat fehlt beiden Arten.

Die Probe mit Jod und Schwefelsäure gab bei *G. asperum* Blaufärbung der inneren Zellhautschicht, die äussere dagegen sammt Stacheln und Zwischensubstanz nahm eine deutlich gelbe Farbe an, welche gegen die Zellenden intensiver war, als in der Mitte. Bei *G. Ralfsii* erhielt ich nur eine fast sofort verblassende hellblaue Färbung der Innenschicht, die äussere blieb farblos und verquoll rasch. De Bary fand bei *Genicularia* mit Jod und Schwefelsäure Cellulosereaction auch der äusseren Zellhautschicht sammt ihren Prominenzen. In Cuprammoniumoxyd bekommen die Stacheln von *G. Ralfsii* schwächere Umrisse, eine weitere Veränderung tritt nach zweistündiger Einwirkung des Reagens nicht ein.

Eine Gliederung der Zellmembran in Segmente ist auch bei sorgfältigster Untersuchung erwachsener Exemplare von *Gonatozygon* unter gewöhnlichen Verhältnissen weder direct zu erkennen, noch durch Färbung oder Behandlung mit Quellungsmitteln nachzuweisen [1]), es fehlt daher eine präformirte Theilungsstelle. Die Zelltheilung selbst schildert de Bary [4, p. 26] für *Genicularia* folgendermassen:

„Der Theilung der Zellen geht eine leichte Auftreibung ihrer Mitte rings um den Kern vorher. . . . Auf der Innenfläche der Membran erscheint nun, ganz in der Weise von *Spirogyra, Craterospermum* u. s. f. ein zarter Zellstoffring, der sich, ziemlich rasch centripetal wachsend, zur Querwand schliesst. . . . Die neugebildete Querwand ist anfangs eine einfache Lamelle, völlig eben, in scharfem Winkel in die Seitenwand übergehend. Später ist sie deutlich aus zwei Platten zusammengesetzt, welche, anfangs noch eben, an ihrem Rande alsbald sich zu wölben und auseinanderzuweichen anfangen, um die oben erwähnte stumpfe Kante an den Zellenden herzustellen. Mit dem Beginne der Wölbung wird die äusserste Membranschicht der getheilten Mutterzelle rings um die junge Querwand durch einen scharfen Riss in zwei Hälften getrennt, deren jede eine der Tochterzellen umgiebt. Die vorschreitende Wölbung der Querwand entfernt diese beiden Hälften mehr von einander, eine jede erscheint gegen die Querwand hin durch eine scharfe Linie abgegrenzt, welche die oben erwähnte Grenzlinie zwischen der punktirten Seitenwand und den glatten Zellenden darstellt. Die beiden Tochterzellen nehmen bald den früheren Bau der Mutterzelle an, indem die Plasmahäufung an der Theilungsstelle verschwindet und in der Mitte einer jeden wiederum ein wandständiger, anfangs sehr zarter Zellkern erscheint".

Aus dieser Beschreibung müsste man schliessen, dass nach vollendeter Zelltheilung, wenn durch die Spaltung der Querscheidewand in zwei Blätter und durch den ringförmigen Riss in der Membran der Mutterzelle die beiden Tochterindividuen von einander vollständig abgegrenzt sind, an der Theilungsstelle selbst zunächst keine weitere Veränderung eintrete und an dem Längen-

[1]) Wenn Brébisson [8, p. 448] von *Gonat. asperum* sagt: „Sa suture est bien marquée au point où l'endochrome laisse un espace transparent", so ist diese Angabe entschieden unrichtig.

wachsthum der Tochterzellen bis zur normalen Grösse die gesammte Zellmembran der Seitenflächen sich betheilige. Bei den Zygnemeen ist das bekanntlich der Fall, während bei den Desmidiaceen des Cosmarium-, Closterium- und Peniumtypus im Verlaufe des Theilungsprozesses jedes der beiden Tochterindividuen entweder eine vollständige neue Zellhälfte ausbildet, oder zunächst ein neues Schalstück, welches später in regelmässiger oder unregelmässiger Weise durch Gürtelbandbildung seine Ergänzung findet. Wenn auch das Material von *Gonatozygon*, welches mir zu Gebote stand, nur ein beschränktes war, so lieferte dasselbe doch Befunde, welche Zweifel an der Richtigkeit der Auffassung de Bary's erwecken mussten.

Von *Gonatozygon Ralfsii* sah ich nicht selten zwei mit den Scheitelflächen zusammenhängende Individuen, an deren jedem sich zwei Zellhautabschnitte von verschiedener Beschaffenheit unterscheiden liessen. (Tafel 19, Fig. 23.) Die einander zugewendeten kürzeren Abschnitte zeigten eine dünne, schwach contourirte Membran mit kurzen zarten Stacheln und nicht aufgetriebene Enden, während die längeren, von einander abgewendeten Antheile beider Zellen eine dickere Membran mit starken Contouren, eine wohlausgebildete Stachelschicht und deutlich aufgetriebene Enden besassen. Die Grenze zwischen diesen Abschnitten war durch eine feine Querlinie an der Zellhautoberfläche markirt. An anderen Zellpaaren waren die einander zugewendeten kürzeren, dünnhäutigen Abschnitte vollständig stachelfrei. Aehnliche Bilder fand ich auch bei *Gonatozygon asperum* (Tafel 19, Fig. 24); hier waren die einander zugewendeten kürzeren Segmente der beiden Nachbarzellen kegelförmig mit abgestutzten, nicht aufgetriebenen Enden und sehr zarter, stachelloser Membran, eine Trennungslinie der Segmente liess sich nicht erkennen. Diese Befunde sind wohl nur dann zu erklären, wenn man annimmt, dass bei der Zelltheilung von *Gonatozygon* wie bei den anderen Desmidiaceen an jedem der Tochterindividuen von der Theilungsstelle aus eine neue Zellhälfte hervorsprosse, deren Membran anfangs zart und hyalin ist und erst später die Aussenschicht erhält.

Auch Gürtelbandbildung war bei *Gonatozygon Ralfsii* zu beobachten (Tafel 19, Fig. 22); die Gürtelbänder, die ich sah, hatten eine dünne, hyaline Zellmembran ohne Aussenschicht und waren von den anstossenden Segmenten beiderseits durch eine sehr zarte Querlinie an der Oberfläche der Zellhaut abgegrenzt. Solche scharf abgegrenzte Gürtelbänder auch bei *G. asperum* aufzufinden, gelang mir wohl nicht, man kann jedoch von dieser Species sehr häufig Exemplare sehen, welche entweder in der Zellmitte allein oder bei grösserer Länge der Zellen an zwei oder drei Stellen etwas angeschwollen sind. (Tafel 19, Fig. 25.) Die Membran bildet an diesen Stellen im Randbilde häufig einen stumpfen Winkel oder eine Stufe und es ist wahrscheinlich, dass die Anschwellungen die Grenzen der Schalstücke, beziehungsweise der Gürtelbänder bezeichnen. Mit voller Sicherheit lassen sich eben die Gürtelbänder bei *Gonatozygon* nur so lange nachweisen, als ihre Membran noch keine Aussenschicht besitzt; ist diese erst weiter ent-

wickelt, dann bildet sie mit jener der Nachbarsegmente ein zusammenhängendes Ganze und die Erkennung der Segmentgrenzen wird zur Unmöglichkeit. An leeren Zellhäuten abgestorbener Zellen kann man übrigens hie und da eine spontane Trennung der Segmente beobachten, wenn auch viel seltener, als bei den Desmidiaceen der drei früher besprochenen Typen.

Die Angabe de Bary's, dass bei *Genicularia* im Beginn der Zelltheilung die Querscheidewand direct an die unveränderte Membran der Mutterzelle sich ansetze, ist auch für *Gonatozygon* zutreffend. Dieser Punkt muss darum betont werden, weil bei den früher besprochenen drei Typen der Desmidiaceen an der Theilungsstelle zunächst ein Auseinanderrücken der Schalstücke stattfindet und von einem zwischen dieselben neu eingeschalteten hyalinen Zwischenstücke die Querscheidewand ihren Ausgang nimmt.

Sämmtliche Arten von *Gonatozygon* und *Genicularia* können Fäden bilden, ein Zerfall der Fäden in einzelne Zellen tritt jedoch ausserordentlich leicht ein, da deren Verbindung nur durch das lose Aneinanderhaften der schwach gewölbten Endflächen bewirkt wird, andere Bindemittel aber fehlen. Wie früher erwähnt, kommt an den Endflächen der Zellen keine äussere Membranschicht zur Entwickelung und man wird wohl hierin den Grund für die Möglichkeit der Fadenbildung zu suchen haben. Die Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch den Vergleich mit den Arten des Closterium- und Peniumtypus, welche niemals fadenbildend sind, deren Zellenden aber vollständig von einer äusseren Membranschicht überkleidet werden. Hier trennen sich die Tochterzellen schon früh, ungefähr um die Zeit, wenn die Entwickelung der äusseren Membranschicht an den Zellenden beginnt und es liegt nahe, die Trennung der bis dahin aneinanderhaftenden Endflächen als Folge der Ausscheidung dieser äusseren Zellhautschicht aufzufassen.

Nach der Structur ihrer Zellhaut schliessen sich *Gonatozygon* und *Genicularia* unmittelbar an den Peniumtypus an und finden in *Penium cylindrus* ihr Vorbild. Die innere Membranschicht ist hyalin und structurlos, die äussere besteht aus einer derberen, stärker lichtbrechenden Grundlamelle mit sehr zahlreichen nach aussen gerichteten Prominenzen, deren Zwischenräume von einer gallertigen Substanz ausgefüllt werden. Die Prominenzen stellen nicht kräftige Stäbe dar, wie bei *Penium cylindrus,* sondern haarfeine, kürzere oder längere Stacheln. Wie es scheint, kommen sie an einigen Species überhaupt nicht zur Entwickelung und es zeigt dann die äussere Zellhautschicht eine glatte Oberfläche.

Wesentliche Unterschiede gegenüber dem Peniumtypus treten bei der Zelltheilung zu Tage; die Theilungsstelle ist nicht präformirt, die Querscheidewand geht direct von der unveränderten Membran der Mutterzelle aus. Das periodische Ergänzungswachsthum scheint, wie bei *Penium,* atypisch zu sein.

Es soll nicht in Abrede gestellt werden, dass die Beobachtungen über Zellhautbau und Theilung von *Gonatozygon* und *Genicularia* noch in manchen Punkten der Ergänzung bedürfen. Insbesondere wäre eine genaue

Untersuchung der grossen exotischen *Gonatozygon*-Arten sehr wünschenswerth, da die inländischen Species wegen ihrer äusserst geringen Grösse und der relativ schwachen Ausbildung der äusseren Zellhautschicht für das Studium der Membran und ihrer Entwickelung sich schlecht eignen.

Spirotaenieentypus.

Wesentlich einfacher als in den bisher beschriebenen vier Typen ist der Bau der Zellmembran in der Gruppe der Spirotaenieen [1]). Die Gestalt der Zellen bietet wenig Abwechselung, sie ist elliptisch, cylindrisch oder spindelförmig, der zarten, farblosen Membran fehlt jede Sculptur. Weder direct noch nach Anwendung von Färbungsmitteln lassen sich zwei differente Schichten der Zellhaut nachweisen, ebensowenig ein Porenapparat. Jod und Schwefelsäure färbt die Membran der ganzen Dicke nach gleichmässig hellblau, Chlorzinkjod röthlich bis violett, Cuprammoniumoxyd bringt sie rasch und vollständig zur Verquellung. Es zeigt also hier die ganze Zellmembran das gleiche Verhalten, wie bei den anderen Desmidiaceen die Innenschicht der Membran oder die sehr jugendliche Zellhaut, an der eine differente Aussenschicht noch nicht zur Entwickelung gelangt ist. Die Zellmembran von *Spirotaenia* giebt weder mit Jod und Schwefelsäure noch mit Chlorzinkjod oder Cuprammoniumoxyd Cellulosereaction. Die Proben wurden an *Sp. condensata, obscura* und *parvula* wiederholt und mit Sorgfalt vorgenommen, stets jedoch mit demselben negativen Ergebnis. Die Schuld kann nicht an der Gallerthülle liegen, da die Reagentien sehr rasch auf den Zellinhalt einwirkten, ich vermuthe daher, dass die Zellhaut von *Spirotaenia* aus einer Modification der Cellulose bestehe, welche sich gegen die Jodreagentien indifferent verhält und auch in Cuprammoniumoxyd unlöslich ist.

Bei den Desmidiaceen des Cosmarium-, Closterium- und Peniumtypus lässt sich die Zusammensetzung der Zellhaut aus zwei Schalstücken, beziehungsweise aus mehreren Segmenten, stets deutlich erkennen, im Gonatozygontypus wenigstens an solchen Zellen, deren neu angelegte Schalstücke oder Gürtelbänder mit noch structurloser Membran an ältere mit entwickelter Aussenschicht grenzen; die Zellmembran der Spirotaenieen dagegen zeigt nicht die geringste Andeutung einer Segmentirung. Es fehlt daher jeder Anhaltspunkt, um zu beurtheilen, ob an der Stelle der ersten Zelltheilung auch die späteren stattfinden und in welcher Weise das Längenwachsthum der Tochterzellen erfolge.

Der Prozess der Zelltheilung wurde für *Mesotaenium* und *Cylindrocystis* von de Bary eingehend beschrieben; die Bildung der Querscheidewand beginnt, wie bei *Gonatozygon* und *Genicularia,* direct von der Innenfläche der Membran der Mutterzelle aus ohne Einschaltung eines

[1]) Unter diesem Namen fasste de Toni [**30**, p. 806] die Gattungen *Mesotaenium, Ancylonema, Cylindrocystis* und *Spirotaenia* als Tribus der Desmidiaceen zusammen.

Zwischenstückes, die Scheidewand spaltet sich in zwei Blätter, dann erfolgt die Durchtrennung der Mutterzellhaut an der Ansatzstelle der Querwand und die Vorwölbung der Scheitel der Tochterzellen, deren Contact bald aufhört.

Bei der Theilung von *Spirotaenia* soll nach den mehr oder weniger bestimmten Angaben verschiedener Autoren eine Scheidewand angelegt werden, welche schräge zur Längsaxe der Zellen verläuft. An anderer Stelle [**19**, p. 16] versuchte ich bereits die Unwahrscheinlichkeit dieser Behauptung nachzuweisen, seither sah ich Exemplare verschiedener *Spirotaenia*-Arten in Theilung und fand stets eine quer verlaufende, niemals eine schräge Scheidewand [1]). In Tafel 19, Fig. 26 ist ein Exemplar von *Spirotaenia obscura* in Theilung dargestellt, dessen noch einfache, quer verlaufende Scheidewand im centralen Theile nach einer Seite hin etwas vorgewölbt ist, was auch bei anderen *Spirotaenia*-Arten regelmässig vorzukommen scheint. Später tritt dann, wie bei *Mesotaenium,* die Spaltung der Querwand in zwei Lamellen, die Durchtrennung der Mutterzellhaut und die Vorwölbung der einander zugewendeten Scheitel der Tochterzellen ein; bei *Spirotaenia* verlängern sich jedoch diese Scheitel allmählig zu stumpfen Kegeln. Nun sind aber die einzelnen Individuen aller *Spirotaenia*-Arten von einer Gallertscheide umgeben, welche, nachdem eine Zelltheilung erfolgt ist, als gemeinsame Hülle die beiden Tochterzellen umschliesst. Diese Hülle ist bald weich und nachgiebig, bald ziemlich resistent; im letzteren Falle werden die beiden eingeschlossenen Zellen im Längenwachsthum behindert, ihre kegelförmigen Enden gleiten aneinander vorbei und liegen, mit abgeplatteten Seitenflächen sich berührend, dicht nebeneinander, bis die Gallerthülle durch Quellung nachgiebig geworden ist. (Tafel 19, Fig. 27.) Derartige mit abgeschrägten Enden sich berührende Zellpaare findet man sehr häufig, aber ausschliesslich von *Spirotaenia*-Arten und es ist daher begreiflich, dass Beobachter, welche die früheren Stadien der Zelltheilung nicht sahen, diese Bilder durch Annahme einer schrägen Theilungsfläche zu erklären versuchten.

Ein auffälliges Verhalten bei der Zelltheilung beschrieb de Bary für *Mesotaenium. chlamydosporum* und *Cylindrocystis crassa.* Wenn die Zelltheilung sehr lebhaft stattfand, besonders im Frühjahre, war mit derselben eine vollständige Häutung der Mutterzellen verbunden, deren ausgedehnte Membran eine Zeit lang als geschlossene Blase die mit besonderen Häuten versehenen Tochterzellen umgab, um später zu Gallerte zu verquellen. Der Häutungsprozess war aber nicht an die Zelltheilung gebunden, denn er wurde bei beiden Algen auch an lebhaft wachsenden Zellen beobachtet, die nicht in Zelltheilung begriffen waren.

[1]) Quere Scheidewände bei der Zelltheilung von *Spirotaenia*-Arten wurden bisher beobachtet von Archer an *Sp. tenerrima,* von de Bary an *Sp. bryophila,* von mir selbst an *Sp. condensata, parvula* und einer der *Sp. minuta* verwandten Species, ausserdem an drei Arten mit axilen Chlorophoren: *Sp. obscura, Bahusiensis* und einer kleinen, noch nicht beschriebenen Species.

Vollständige, d. i. auf beide Zellhälften sich erstreckende Häutung in Verbindung mit der Zelltheilung oder unabhängig davon wurde übrigens auch an anderen Desmidiaceen nachgewiesen. So sah A. Braun [7, p. 193] bei *Cosmarium curtum* „die Mutterzellhaut in der Mitte der Quere nach zerreissen, so dass ihre Hälften auseinanderwichen und von den zwei Individuen nach entgegengesetzter Seite abgestreift wurden".

Delponte [10, T. 18, f. 45] bildet die gleichzeitige Abstossung der alten und jungen Zellhauthälften zweier Schwesterzellen von *Pleurotaenium trabecula* ab[1]), ferner [10, T. 19, f. 15] die Häutung eines Exemplares von *Pleurotaenium Archeri*, welches nicht in Theilung begriffen ist[2]).

Archer [3, p. 40] beschrieb die Abstossung der äusseren braunen Zellhaut bei *Penium rufescens*.

Hauptfleisch [14, p. 52, T. 2, f. 32, 33] fand bei *Pleurotaenium nodulosum* nach der Zelltheilung Schwesterzellen, deren junge Hälften sich häuteten, eingeschlossen in die abgelöste, noch zusammenhängende Mutterzellhaut und konnte an letzterer auch Poren erkennen.

W. u. G. S. West [34, p. 31] beobachteten Abstossung der äusseren Rinde der Zellmembran bei *Cosmarium cymatopleurum*; einige Exemplare waren von mehreren concentrisch übereinandergelagerten abgeworfenen Häuten umgeben. Auch bei *Cosmarium pyramidatum* wurde vollständige Häutung gefunden.

Ich selbst fand Exemplare von *Penium libellula* und *Cosmarium turgidum*, umgeben von einer abgeworfenen ausgedehnten Membran. In einer Aufsammlung sah ich zahlreiche Exemplare von *Penium polymorphum*, deren bräunlich gefärbte und auffallend deutlich längsgestreifte äussere Zellhautschicht sich in Lappen ablöste[3]).

Die Beobachtungen sind wohl spärlich und in mehrfacher Beziehung ungenau, doch scheinen sie mir einige Schlüsse zu gestatten. Die vollständige Häutung erwachsener Desmidiaceenzellen wurde bisher in sechs keineswegs nahe verwandten Gattungen nachgewiesen, sie ist daher von dem Bau der Zellmembran unabhängig und nicht auf einen bestimmten Typus beschränkt. Da sie auch an Zellen beobachtet wurde, die nicht in Theilung begriffen waren, so ist ihr Zusammentreffen mit der Zelltheilung wohl nur

---

[1]) Angeblich sah schon Focke [13, p. 56, T. 3, f. 17, 19] vollständige Häutung bei der Zelltheilung von *Pleurotaenium trabecula*. Wirklich gefunden und richtig abgebildet wurde nur die Häutung der jungen Zellhälften. An den alten Zellhälften fand Focke nur „eine Zersetzung des abzuwerfenden Panzertheiles" und es geht aus der Beschreibung hervor, dass die Prismengallerte als verquellende Zellhaut angesehen wurde.

[2]) Der Autor selbst sagt zwar in der Figurenerklärung: „Individuo in corso di sdoppiamento", die Abbildung widerspricht aber der Erklärung.

[3]) Senn [28, p. 54, T. 3, f. 25] giebt auch für *Oocardium stratum* die Abstossung der Membran alter Zellhälften als wahrscheinlich an, die Abbildung ist aber keineswegs beweisend.

als ein gelegentliches anfzufassen, das mit dem Theilungsacte selbst nicht in ursächlichem Zusammenhang steht. Wenn auch angenommen werden kann, dass bei entsprechender Aufmerksamkeit der Nachweis vollständiger Häutung sich häufiger erbringen lassen wird, als bisher, so handelt es sich doch gewiss nicht um einen regelmässigen Vorgang, sondern um einen Prozess, der bei Desmidiaceen von sehr verschiedenem Bau ausnahmsweise unter bestimmten Bedingungen stattfindet. Welches diese Bedingungen sind, darüber ist man vorläufig im Unklaren, es lässt sich aber wenigstens eine Vermuthung aussprechen.

Durch de Bary's Untersuchungen wurde für *Zygnema* und *Mougeotia* das Vorkommen von Ruhezellen festgestellt. Dieselben unterscheiden sich von den gewöhnlichen vegetativen Zellen durch dickere Wände und durch reichliche Oeltropfen im Inhalte, welche die Chlorophyllkörper vollständig verdecken. In diesem Zustand theilen sich die Zellen nicht, widerstehen aber der Austrocknung und leben wieder auf, wenn sie in Wasser gebracht werden. Die Oeltropfen schwinden, die Zellen dehnen sich unter Sprengung der äusseren Membranschicht und sind wieder theilungsfähig. Aehnliche Ruhezustände kommen auch bei den Desmidiaceen vor [1]) und sind besonders häufig an solchen zu beobachten, welche wegen ihrer Lebensweise auf Moosen, an feuchten Felsen etc. periodisch der Trockenheit ausgesetzt sind. Unter den Desmidiaceen, bei welchen bisher Totalhäutung nachgewiesen wurde, sind *Mesotaenium chlamydosporum* und *Cylindrocystis crassa* terrestrische Arten, welche feuchte Moose und Felsen bewohnen, *Cosmarium cymatopleurum* wurde von West, *Penium polymorphum* von mir an nassen Felsen gesammelt, *Cosmarium curtum* von A. Braun in Regenpfützen, die wiederholt trocken lagen. *Penium libellula* stammte aus einer fast eingetrockneten Cultur, die wieder mit Wasser übergossen worden war, *Cosmarium turgidum* aus einem zeitweilig trockenen Moorgraben.

Ich halte es daher für nicht unwahrscheinlich, dass die angeführten Beobachtungen sich auf solche Zellen bezogen, die einen Ruhezustand durchgemacht hatten und dass beim Uebergang aus dem Ruhezustand in den activen eine Häutung erfolgt.

Die Spirotaenieen leben häufig familienweise vereinigt, weil aber die Zellen oft bloss durch formlose Gallerte zusammengehalten werden, so kann nur selten von typischer Coloniebildung die Rede sein. Wo eine solche nachweisbar ist, beruht sie auf Einschachtelung von Zellgruppen in Gallertscheiden. Sowohl bei den gesellig, als bei den einzeln lebenden Formen wird jede Zelle von einer Gallerthülle umgeben, die entweder vollkommen structurlos oder concentrisch geschichtet, niemals aber aus Gallertprismen zusammengesetzt ist. Nach der Theilung eines Individuums erhält jede der Tochterzellen ihre separate Gallerthülle, während jene der Mutterzelle ent-

[1]) A. Braun [7, p. 217], de Bary [4, p. 63].

weder aufgelöst wird oder als gemeinschaftliche Scheide die Tochterzellen umgiebt. Wiederholt sich die Zelltheilung, während die gemeinsame Hülle noch vorhanden ist, so hat von den vier Zellen der zweiten Generation jede ihre separate Gallertscheide, je zwei werden von der Gallerthülle ihrer Mutterzelle gemeinsam umschlossen und diese beiden Gallertblasen sind in die von der Grossmutterzelle herstammende Hülle eingeschachtelt. Bei *Mesotaenium Braunii* kommen in solcher Art annähernd kugelförmige Colonieen zu stande, innerhalb derer die Zellen ohne bestimmte Ordnung vertheilt sind, bei *Ancylonema Nordenskjöldii* nach der Beschreibung von Berggren [5, p. 293] Fäden, in welchen 2—16 Zellen der Länge nach aneinandergereiht liegen. Auch von verschiedenen *Spirotaenia*-Arten kann man nicht selten je zwei oder vier Zellen in ähnlicher Weise zu kurzen Fäden vereinigt finden, hier steht jedoch die Längsaxe der Zellen meist etwas schräge zum Längendurchmesser der Colonie.

Der Spirotaenientypus zeigt, mit den anderen verglichen, fast nur negative Charaktere. Es fehlt der Zellmembran die derbe Aussenschicht und der Porenapparat, es fehlt auch die Segmentirung. Bei der Zelltheilung geht die Querscheidewand von der unveränderten Membran der Mutterzelle aus, wie bei *Gonatozygon*, die Art des Wachsthums der Tochterzellen lässt sich nicht feststellen.

Die Stellung des Genus Penium Bréb.

Die Gattung *Penium* im Sinne der neueren Autoren ist die einzige, deren Arten nach ihrer Zellhautstructur und Theilungsweise auf mehrere der beschriebenen fünf Typen sich vertheilen. Man pflegt die *Penium*-Arten in drei Gruppen zu trennen, in solche mit glatter, mit punktirter und mit längsgestreifter oder gekörnter Membran. Die vier Species der letzteren Gruppe, welche zu untersuchen ich Gelegenheit fand, gaben Veranlassung zur Aufstellung des Peniumtypus, der durch *P. didymocarpum* auch unter den glatthäutigen Arten vertreten ist.

Von den Arten mit punktirter Membran [1]) wurden vier genau geprüft: *P. adelochondrum, Clevei*, *minutum* und *Mooreanum*. Ihre Zellmembran besteht aus zwei Schalstücken, deren zugeschärfte Ränder ineinandergreifen, Gürtelbänder sind nie vorhanden. Die Zusammensetzung der

[1]) Der Ausdruck „punktirte Membran" stammt aus einer Zeit, in der die Unvollkommenheit der Mikroskope und Untersuchungsmethoden die Erkennung feiner Details, insbesondere der Poren, erschwerte. Wie man sich durch Färbung überzeugen kann, ist die Punktirung der Membran, welche für viele Desmidiaceen angegeben wird, fast immer durch Poren bedingt, höchst selten durch kleinste Wärzchen der Zellhaut. Die zahlreichen Widersprüche in den Angaben über Vorhandensein oder Fehlen der Punktirung erklären sich daraus, dass bei einer und derselben Species die Poren bald ohne Färbung als dunkle Pünktchen leicht kenntlich, bald nur durch die Tinction der Porenorgane nachweisbar sind. Es sollte daher in Zukunft diese Bezeichnung ganz vermieden und durch Angaben über das Vorhandensein und die Vertheilung der Poren ersetzt werden.

Zellhaut aus zwei Schichten ist bei *P. adelochondrum, Clevei* und *Mooreanum* direct erkennbar, bei *P. minutum* durch die intensivere Blaufärbung der Innenschicht nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure. Alle vier Arten haben Poren, die Porenorgane bestehen aus Zwiebeln, Fäden und Endknöpfchen, *P. Mooreanum* besitzt auch constant eine starke Hülle von Prismengallerte; in der äusseren Zellhautschicht von *P. adelochondrum* und *Clevei* sind Porenmäntel und Stäbchen, wie bei *Tetmemorus granulatus*, nachweisbar. Cuprammoniumoxyd greift nach mehrstündiger Einwirkung bei keiner der vier Species die äussere Zellhautschicht merkbar an. Häutung der jungen Zellhälften nach vollendeter Theilung kam bei *P. adelochondrum, minutum* und *Mooreanum* zur Beobachtung. Die genannten vier Arten stimmen daher in allen wesentlichen Punkten mit dem Cosmariumtypus überein.

Unter den glatthäutigen *Penium*-Arten fanden sich zwei, *P. libellula* und *navicula*, auf welche alle Merkmale des Closteriumtypus passen. Ihre Membran setzt sich aus zwei Schichten zusammen, deren innere durch Jod und Schwefelsäure blau wird, während die äussere farblos bleibt und sich faltig abhebt. Nach mehrstündiger Einwirkung von Cuprammoniumoxyd bleiben die Umrisse scharf. In der Zellmitte sind beide Species durch eine Ringfurche eingeschnürt, die im Bau mit jener der *Closterium*-Arten ohne Längsstreifung übereinstimmt, dicht neben der Ringfurche in einer der Zellhälften findet sich eine wechselnde Zahl von schmalen Querbinden [1]). Bei *Penium navicula* ist die Membran porenfrei, was auch für die Mehrzahl der kleinen *Closterium*-Arten zutrifft, an *P. libellula* lassen sich durch Färbung äusserst zahlreiche Poren nachweisen, die nur an der Ringfurche und den Querstreifen fehlen, im übrigen ohne bestimmte Ordnung über die Zellhaut gleichmässig vertheilt sind. Wie bekannt, besitzen beide Arten Endvacuolen mit Gypscrystallen und schliessen sich auch in dieser Beziehung an die Gattung *Closterium* an.

Ausser den genannten wurden noch vier Arten von *Penium* mit glatter Zellhaut untersucht, *P. digitus, interruptum, lamellosum* und *oblongum*. Ihre hyaline Membran ist porenfrei, sie lässt weder direct noch nach Färbung oder Anwendung von Quellungsmitteln eine Gliederung in Segmente wahrnehmen und man findet ebensowenig als bei den *Spirotaenieen* jemals isolirte Zellhauthälften abgestorbener Individuen. Durch Jod und Schwefelsäure wird die Membran der ganzen Dicke nach gleichmässig blau, durch Chlorzinkjod blass purpurroth gefärbt, Cuprammoniumoxyd bewirkt rasch ihre Auflösung. Die Zelltheilung wird bei *P. digitus* durch eine leichte Einschnürung der Zellen in ihrer Mitte eingeleitet, an dieser Stelle kommt, von der Innenfläche der anscheinend unveränderten Zellmembran ausgehend, die Querscheidewand zur Entwickelung, die sich später in zwei Blätter spaltet. Dann erst erfolgt die Trennung der Mutterzellhaut in zwei Hälften,

[1]) An einem Exemplar von *P. libellula* zählte ich deren sechs.

die Vorwölbung der einander zugewendeten Enden der Tochterzellen und bald auch deren vollständige Trennung. Ob an dem weiteren Wachsthum der Tochterzellen die ganze Membran sich betheilige oder nur jene der neugebildeten Endstücke, lässt sich nicht feststellen, da eine Marke hierfür fehlt. Für *P. interruptum* beschrieb de Bary die Theilung in gleicher Weise, doch fand er bei dieser Species, dass die Längenzunahme der Tochterzellen hauptsächlich durch Flächenwachsthum der alten, von der Mutterzelle herstammenden Membran bedingt sei [1]). *Penium digitus, interruptum, lamellosum* und *oblongum* gehören somit nach dem Bau ihrer Zellhaut, dem Verhalten derselben gegen Reagentien und nach der Art der Zelltheilung zu den Spirotaenieen.

Verwandtschaftliche Beziehungen der Typen. Function des Porenapparates.

Naturgemäss wurden in den früheren Abschnitten bei der Charakterisirung der fünf Typen die trennenden Momente möglichst in den Vordergrund gerückt; es erübrigt nun zur Vervollständigung des Bildes und zur Klarstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen jene Merkmale hervorzuheben, welche mehreren der Typen gemeinsam sind und deren Vereinigung zu Gruppen gestatten.

Eine Gruppe höherer Ordnung bilden zunächst die Desmidiaceen des Cosmarium-, Closterium- und Peniumtypus; als das auffallendste gemeinsame Merkmal derselben wäre die Gliederung der Zellhaut in zwei oder mehrere Segmente hervorzuheben. Ebenso sahen wir, dass in den drei genannten Typen die Zelltheilung an ganz bestimmten, durch besondere Structureigenthümlichkeiten ausgezeichneten Zonen der Membran stattfinde, welche als präformirte Theilungsstellen bezeichnet wurden. Erfolgt eine Zelltheilung,

---

[1]) Die Richtigkeit der Angabe ist nicht ganz zweifellos. Es soll nämlich nach de Bary die Stelle, wo bei der Theilung die Membran der Mutterzelle durchtrennt wurde, an den Tochterzellen als Querlinie stets deutlich sichtbar bleiben. [4, p. 44, t. 5, f. 4 n.] Hauptfleisch vermisste diese Querlinie und beobachtete nur ein Wachsthum der jungen Zellhälfte, auch ich bekam niemals ein Bild zur Ansicht, welches de Bary's Figur entsprochen hätte.

Erwähnt sei noch, dass die Endvacuolen von *P. interruptum* Gypscrystalle enthalten. De Bary [4, p. 43] spricht von einem „farblosen, dunkel contourirten Korn, welches einzeln und stets durchaus bewegungslos bei *P. interruptum* das Centrum der Endvacuolen einnimmt", eine chemische Untersuchung desselben war nicht vorgenommen worden. Ich fand das Korn nie vollkommen kugelig, meist höckerig, als ob dasselbe aus mehreren kleineren Stücken zusammengebacken wäre, häufig im Inneren schwächer lichtbrechend, stets aber an lebenden Zellen in langsam rotirender Bewegung begriffen. Es wurde durch concentrirte Schwefelsäure und Essigsäure nicht, durch kalte Salpetersäure und ebenso durch kalte Salzsäure nach etwa einer halben Stunde, durch kalte Kalilauge nach mehreren Stunden gelöst. Diese Reactionen stimmen mit den von Fischer [11] für die Gypscrystalle der Closterien angegebenen überein.

so lösen an der bestimmten Stelle die Segmente unter Einschaltung eines schmalen Membranringes ihren Verband und die Querscheidewand geht von diesem Zwischenstück aus. An den gleichen Stellen wird auch die Verbindung der Schalen gelöst, wenn copulirende Zellen ihren Inhalt zur Bildung der Zygospore entleeren. Der vorigen gegenüber steht eine zweite Gruppe, den Spirotaenieen- und Gonatozygontypus umfassend; sie ist charakterisirt durch den Mangel präformirter Theilungsstellen. Die Querwand, welche im Beginne der Zelltheilung angelegt wird, nimmt hier ihren Ausgang direct von der unveränderten Membran der Mutterzelle.

Bei den Desmidiaceen mit gegliederter Membran — wir wollen sie placoderme nennen — findet man stets auch eine höhere morphologische Differenzirung der Zellhaut, die sich durch die Ausbildung einer derberen Aussenschicht von mehr oder weniger complicirter Structur bemerkbar macht. Die Desmidiaceen mit ungegliederter Membran — sie können als saccoderme[1]) bezeichnet werden — zeigen dagegen diesbezüglich kein einheitliches Verhalten; bei den Spirotaenieen fehlt die Aussenschicht der Zellhaut vollständig, während sie in den Gattungen *Gonatozygon* und *Genicularia* vorhanden ist.

Die placodermen Desmidiaceen lassen sich nach ihrem Verhalten bei der Zelltheilung in zwei Gruppen ordnen; die erste, welche mit dem Cosmariumtypus zusammenfällt, ist durch die fixe Theilungsstelle und den Mangel von periodischem Ergänzungswachsthum gekennzeichnet, die zweite, den Closterium- und Peniumtypus enthaltend, durch die variable Theilungsstelle und das — wenn auch nicht ausnahmslos vorhandene — periodische Ergänzungswachsthum. Das letztere findet sich übrigens auch im Gonatozygontypus, welcher in mehrfacher Beziehung ein Bindeglied zwischen saccodermen und placodermen Desmidiaceen darstellt. Eine Verwandtschaft zwischen dem Closterium- und Cosmariumtypus wird dadurch angedeutet, dass der Porenapparat in seinem Vorkommen an diese beiden Typen gebunden ist.

Im allgemeinen hängt vom Grade der Differenzirung der Zellmembran auch deren Verhalten gelegentlich der Theilung und Conjugation ab. Die Membran der *Spirotaenieen*, welche sich durch ihren höchst einfachen Bau auszeichnet, kann sowohl im Ganzen, als auch an beliebigen einzelnen Stellen durch den activen Einfluss des lebenden Zellplasmas leicht erweicht und selbst gelöst werden. Man sieht daher bei der Conjugation von *Mesotaenium* und *Cylindrocystis* die Copulationsfortsätze an den verschiedensten Stellen der Zelloberfläche, selbst an den Zellenden hervortreten, bei *Spirotaenia condensata* und *obscura* verquillt sogar die gesammte Membran der copulirenden Zellen. Ebenso leicht erfolgt bei der Zelltheilung die Erweichung und Durchtrennung der Membran der Mutterzelle an der Insertionsstelle der Querwand, sobald die letztere sich in zwei Blätter gespalten hat. Im Gona-

[1]) Die Ausdrücke sind von Schütt [27, p. 43] entlehnt, welcher in gleichem Sinne die Bezeichnungen *Placophyten* und *Saccophyten* gebrauchte.

tozygontypus ist wohl eine äussere Zellhautschicht zur Entwickelung gelangt, sie setzt aber der Erweichung und Lösung ebensowenig Widerstand entgegen, als die structurlose Membran der Spirotaenieen und es sind daher auch hier präformirte Stellen für Theilung und Conjugation überflüssig. Der Theilungsvorgang stimmt mit jenem der Spirotaenieen überein; bei der Conjugation nehmen die Zellen zunächst eine knieförmige Biegung an, ohne dass eine Veränderung der Membran erkennbar würde, dann tritt an der Knickungsstelle, welche bald der Mitte, bald einem Ende der Zelle genähert ist, der Copulationsfortsatz hervor.

Anders scheint die Beschaffenheit der Zellmembran bei den placodermen Desmidiaceen zu sein. Bei vielen derselben, so z. B. bei den längsgestreiften Arten von *Closterium* und *Penium,* bei zahlreichen Arten von *Pleurotaenium, Triploceras, Cosmarium, Xanthidium, Euastrum* und *Staurastrum,* findet man eine dicke Zellhaut von relativ beträchtlichem Widerstandsvermögen sowohl gegen mechanische Insulten, als gegen chemische Agentien und ist wohl berechtigt, dieselbe als Schutzvorrichtung, als die Andeutung eines Panzers, ähnlich dem der Peridineen und Diatomaceen, aufzufassen. Es liegt auch nahe, anzunehmen, dass solche Membranen durch den Einfluss des lebenden Zellinhaltes gar nicht oder nur schwer erweicht werden können und daher bei der Zelltheilung und Conjugation hinderlich wären, wenn sie ohne Unterbrechung die ganze Oberfläche der Zellen umkleiden würden. So liesse sich die Gliederung durch Anlage präformirter Zonen, welche ein Auseinanderweichen der Panzerglieder bei der Zelltheilung und Conjugation gestatten, als nothwendige Folge der höheren morphologischen Differenzirung der Zellhaut erklären. Eine Stütze für diese Erklärung bietet das scheinbar paradoxe Verhalten einiger *Closterium*-Arten bei der Conjugation. Während bei allen anderen placodermen Desmidiaceen der Verband zweier Segmente gelöst wird, wenn bei der Conjugation der Zellinhalt zur Bildung von Zygosporen austreten soll, sieht man bei *Closterium Ehrenbergii* Men., *lunula* (Müller) Nitzsch und *lineatum* Ehrbg. die Copulationsfortsätze direct aus der Zellwand hervortreten[1]). Vor der Conjugation liegen die Zellen paarweise parallel nebeneinander; es findet zunächst eine Zelltheilung statt und die jungen Zellhälften entwickeln sich zu stumpfen Kegeln. Dann erfolgt die Conjugation je zweier benachbarter Tochterzellen, indem an den Seiten oder (bei *Cl. lineatum*) an den Enden der jungen Zellhälften die Membran sich vorwölbt und zu einem Copulationsfortsatz auswächst, welcher mit jenem der Nachbarzelle in Verbindung tritt. Die Copulationsfortsätze nehmen ihren Ausgang nie von den alten, sondern stets von den jungen, mit zarter Membran überkleideten Zellhälften. Man kann

[1]) Die Conjugation wurde beschrieben für *Cl. Ehrenbergii* von Smith [**29**, p. 1, T. 1] und Archer [**1**, p. 61, T. 16, f. 10—14], für *Cl. lunula* von Morren [**20**, p. 257, T. 9—11] und de Bary [**4**, p. 48, T. 5, f. 24, 25], für *Cl. lineatum* von A. Braun [**7**, p. 312].

daraus den Schluss ziehen, dass die Zellhaut der placodermen Desmidiaceen nur im jugendlichen Zustand gleich jener der saccodermen das Austreten von Copulationsfortsätzen an beliebigen Stellen gestatte, später jedoch, wenn sie ihre volle Ausbildung erlangt, die Eignung dafür verliere.

Ueber die chemische Beschaffenheit der Zellmembran und ihrer Bestandtheile wurden schon bei der Beschreibung der Typen einige kurze Bemerkungen gebracht. Die Zellhaut der *Spirotaenieen* giebt meist die Reactionen einer reinen Cellulosemembran, indem sie durch Jod und Schwefelsäure blau, durch Chlorzinkjod röthlich gefärbt wird und in Cuprammoniumoxyd löslich ist. Das gleiche Verhalten zeigt die Membran der anderen Desmidiaceen nur im jugendlichen Zustande; später tritt gleichzeitig mit der Entwickelung der Aussenschicht auch eine chemische Differenzirung ein. Es giebt dann bloss die Innenschicht die drei genannten, für reine Cellulose charakteristischen Reactionen, die Aussenschicht dagegen ist in Cuprammoniumoxyd stets unlöslich, in derselben tritt bei den meisten Desmidiaceen des Cosmarium- und Closteriumtypus die Blaufärbung durch Jod und Schwefelsäure, die Rothfärbung durch Chlorzinkjod wohl ein, aber auffallend träge und oft nur schwach. Die äussere Zellhautschicht mehrerer *Penium*-Arten und die von *Gonatozygon asperum* wird durch Jod und Schwefelsäure sowie durch Chlorzinkjod gelb gefärbt und steht vielleicht der sogenannten Pilzcellulose nahe. Nach den Angaben von Buetschli [**9**, p. 947] und Schütt [**26**, p. 11] giebt der Panzer der Peridineen mit Jod und Schwefelsäure ebenso wie mit Chlorzinkjod Cellulosereaction, ist aber in Cuprammoniumoxyd unlöslich; er stimmt daher in allen drei Punkten mit der äusseren Membranschicht der meisten Desmidiaceen überein. Die beiden genannten Autoren nehmen an, dass der Peridineenpanzer aus einer Modification der Cellulose bestehe, bei den Desmidiaceen scheint mir jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass in der äusseren Zellhautschicht zwei verschiedene Substanzen nebeneinander vorkommen: gewöhnliche Cellulose und ein zweiter Körper, welcher sich den drei genannten Reagentien gegenüber indifferent verhält. Wie früher erwähnt, findet sich an der Basis der Zellhauthälften von *Tetmemorus* constant eine Zone, welche weder durch Chlorzinkjod noch durch Jod und Schwefelsäure gefärbt werden kann und auch in Cuprammoniumoxyd nicht die geringste Spur von Quellung erkennen lässt. Ebenso giebt bei den bisher untersuchten *Spirotaenia*-Arten die gesammte Zellmembran keine Cellulosereaction und man kann vermuthen, dass es sich in beiden Fällen um denselben Körper, wahrscheinlich ebenfalls eine Modification der Cellulose handle. Wenn neben Cellulose auch dieser Körper einen Bestandtheil der äusseren Zellhautschicht bildet, so lässt sich die mehr oder weniger verzögerte und abgeschwächte Färbung durch Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod, ebenso wie die geringe Quellung oder völlige Unlöslichkeit in Cuprammoniumoxyd zwanglos erklären.

Es ist wohl höchst wahrscheinlich, dass mit der morphologischen auch eine functionelle Differenzirung der Zellmembran verbunden sei, Beweise

dafür fehlen jedoch fast vollständig. Nur über den Porenapparat liegt genügendes Beobachtungsmaterial vor, welches die Feststellung seiner functionellen Bedeutung gestattet.

Der Erste, welcher eine bestimmte Ansicht über die Function des Porenapparates aussprach, war Klebs [**16**, p. 364; **17**, p. 385]. Er beobachtete, dass die active Bewegung der Desmidiaceen, insbesondere der *Closterium*-Arten, stets mit der Ausscheidung dünner, schleimiger, fast flüssiger Gallerte verbunden sei, welche am reichlichsten an den Zellenden austritt. Diese Gallertausscheidung, in welcher Klebs den Grund für die active Bewegung erblickt, soll in vielen Fällen durch Poren vermittelt werden. Ebenso erfolgt auch die Ausscheidung der constanten Hüllgallerte häufig durch Poren.

Hauptfleisch [**14**, p. 71] stimmt mit Klebs insofern überein, als er die Ausscheidung der Gallertprismen durch die Poren für zweifellos hält. Ausserdem wird die Möglichkeit angedeutet, dass der Porenapparat noch anderen Zwecken, etwa als Organ für den Stoffwechsel oder für die Aufnahme und Fortleitung von Reizen, dienen könne. Zu dieser Muthmassung wurde Hauptfleisch geführt, weil er der Ansicht war, das Protoplasma reiche durch die Porenkanäle hindurch an die Oberfläche der Zellen und bilde hier Endanschwellungen, von welchen aus noch feinste Plasmafibrillen bis an die äussere Grenze der Gallertprismen sich erstrecken.

Zuletzt stellte Schütt [**27**, p. 84], allerdings ohne eigene Untersuchungen und nur gestützt auf die Angaben von Hauptfleisch, eine Hypothese über die Function des Porenapparates auf. Nach dieser Ansicht bilden die Porenkanäle die Leitungswege, durch welche Protoplasma aus dem Zellinneren an die Oberfläche gelangt, um hier zunächst als extramembranöses Plasma das centrifugale Dickenwachsthum der Membran zu besorgen, weiterhin aber auch, als Amöboidalplasma fortkriechend, die Bewegung der Zellen zu vermitteln.

Die Prämisse, auf welcher die Meinungen von Hauptfleisch und Schütt fussen, ist eine unrichtige; die Porenkanäle werden nicht durch Plasma, sondern durch jene Gebilde ausgefüllt, welche als Porenorgane in der vorliegenden Arbeit genau beschrieben wurden und auch die radiäre Streifung, welche bei geeigneter Färbung in den Gallertprismen erkennbar wird, hat ihren Grund in der Structur der Gallerte, nicht aber in der Anwesenheit feinster Plasmafäden. Es müssen daher die Schlussfolgerungen der beiden Autoren, insoweit sie auf der Annahme von extramembranösem Plasma bei den Desmidiaceen beruhen, als irrige angesehen werden.

Bei Entscheidung der Frage, ob der Porenapparat dazu bestimmt sei, die Gallertsecretion zu vermitteln, sind mehrere Umstände in Betracht zu ziehen, wenn man nicht zu falschen Schlüssen gelangen will. Zunächst ist die Ausscheidung von Gallerte nicht an das Vorhandensein von Poren in der Membran gebunden; viele porenlose Desmidiaceen besitzen theils ständig, theils zeitweilig Gallerthüllen, mitunter von beträchtlicher Entwickelung (*Mesotaenium Braunii)* und scheiden auch bei activer Bewegung schleimige

Gallertfäden aus *(Spirotaenia obscura)*. Ferner zeigt die Gallerte grosse Unterschiede in physikalischer und chemischer Beziehung, nicht nur bei den Desmidiaceen überhaupt, sondern auch bei jenen, welche mit einem Porenapparat ausgestattet sind; es besteht daher die Möglichkeit, dass ihre Secretion nicht einheitlich durch ein bestimmtes Organ der Zellmembran erfolge, sondern, je nach Beschaffenheit der Gallerte, auf verschiedenen Wegen.

Einen zwingenden Beweis für die Absonderung von Gallerte durch Poren lieferte die Beobachtung von Klebs [**17**, p. 386], dass an Exemplaren von *Tetmemorus granulatus*, welche längere Zeit in erwärmtem Wasser verweilen, die Entwickelung von Gallertkörnern an den Mündungen der Poren, ihr allmähliges Anwachsen und ihre Vereinigung zu einheitlichen Hüllen verfolgt werden kann. Ebenso gewichtig ist der durch Schröder [**25**] für *Cosmocladium* erbrachte Nachweis basaler Porengruppen, von welchen die gallertigen Verbindungsfäden der Zellen ausgehen. Bei *Cosmocladium* liegen die Verhältnisse darum besonders günstig, weil die Basalporen isolirte Gruppen bilden und die Gallertbänder sich durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe von der Prismengallerte unterscheiden. Da diese gallertigen Ligamente immer nur von den Basalporen ausgehen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass sie Secrete der betreffenden Poren darstellen. Die Thatsache der Ausscheidung von Gallerte durch die Poren steht somit im allgemeinen fest und es wäre nun die Frage zu beantworten, ob die Poren als Secretionsorgane für jede Art von Gallerte fungiren, welche bei den porenführenden Desmidiaceen beobachtet wird. Ausser der Prismengallerte kommen dabei die Gallertbänder einiger coloniebildender Desmidiaceen und die amorphe, schleimige, bei der Bewegung ausgeschiedene Gallerte in Betracht, welche der Kürze wegen als Bewegungsgallerte bezeichnet werden soll.

Für die Secretion der Bewegungsgallerte durch die Poren sprechen mehrere Gründe. Klebs [**16**, p. 364] wies nach, dass bei den *Closterium*-Arten mit eisenhaltiger Zellhaut die Bewegungsgallerte nicht durch Verquellung einer äussersten Membranschicht entstehen könne, sondern aus dem Zellinnern durch die Membran hindurch ausgeschieden werde. Da er an den Enden der grossen *Closterien*, wo die Gallertausscheidung am lebhaftesten stattfindet, Poren erkannte, so sah er diese als die Wege für den Austritt der Gallerte an. Seither wurde wohl die gleichmässige Vertheilung der Poren über die ganze Zellhaut festgestellt, doch ist das für die vorliegende Frage irrelevant. In der Gattung *Closterium* können die Poren nichts mit der Bildung von Prismengallerte zu thun haben, weil diese hier durchwegs fehlt und es hat daher die Erklärung von Klebs viel Wahrscheinlichkeit für sich. Sie erhält eine wesentliche Stütze durch den Nachweis des apicalen Porenapparates in den Gattungen *Tetmemorus* und *Euastrum*. Hier münden gerade die charakteristischen, mit auffällig grossen Porenorganen ausgestatteten Apicalporen nicht an der freien Oberfläche, sondern im Grunde der Apicalspalte, wo Prismengallerte überhaupt nicht

zur Ausbildung kommen kann und nur der Austritt eines flüssigen Secretes möglich ist. Zweifellos ist dieses Secret die Bewegungsgallerte, welche auch bei *Tetmemorus* und *Euastrum* an den Zellenden besonders reichlich gefunden wird. Die Bewegungsgallerte der porenlosen Desmidiaceen zeigt im allgemeinen die gleiche physikalische und chemische Beschaffenheit, wie jene der porenführenden; man kann daraus schliessen, dass auch bei den letzteren diese Gallerte nicht im Porenapparat, sondern, wie Klebs annimmt, im Zellinnern erzeugt und durch Vermittelung der Porenorgane nach aussen befördert werde.

Die Gallertligamente der coloniebildenden Desmidiaceen des Cosmariumtypus sind im ganzen noch ungenügend studirt; jene von *Cosmocladium* werden, wie früher erörtert, sicher durch die Basalporen ausgeschieden, bei *Oocardium* deutet die ausserordentlich grosse Zahl der Poren darauf hin, dass sie bei der Ausscheidung der mächtig entwickelten Gallertstiele dieser merkwürdigen Alge eine Rolle spielen. Dagegen können die Gallertbänder, welche bei *Onychonema filiforme* und *Sphaerozosma vertebratum* die Scheitel der Zellen miteinander in Verbindung setzen, bestimmt nicht durch Poren abgesondert sein, denn die Scheitelflächen beider Species sind porenfrei [1]). Zur Zeit lässt sich noch nicht entscheiden, ob diese Bänder vom Zellplasma durch die Membran hindurch secernirt werden, oder ob sie aus verquellender Zellhaut bestehen. Im letzteren Falle wäre es nicht unwahrscheinlich, dass sie die Reste primärer bei der Zelltheilung gebildeter Membranen bedeuten, deren übrige Partieen bereits früher verquollen sind.

Die Beziehung der Prismengallerte zum Porenapparat ist unverkennbar; sie äussert sich dadurch, dass jedes der Prismen über einer Porenmündung steht und in der Mitte seiner Basis die Endanschwellung des Porenorganes einschliesst. Die Endknöpfchen bilden auch das Centrum der radiären Streifung, welche nach Färbung in den Gallertprismen erkennbar wird, ebenso retrahiren sich die letzteren bei intensiver Einwirkung von Methylviolett und anderen Anilinfarben immer auf die zugehörigen Endknöpfchen der Porenorgane. Der Zusammenhang zwischen beiden ist so fest, dass bei dem Abspringen der Gallertprismen durch Einwirkung chemischer Reize stets die Endknöpfchen von den Porenfäden abreissen. Prismengallerte und Endknöpfchen bedingen sich gegenseitig; beide fehlen in der Gattung *Closterium*, ebenso mangeln den Basalporen von *Cosmocladium*, welche nur Gallertbänder ausscheiden, die Endknöpfchen. Bei *Oocardium* sind sie an dem breiteren, von Prismengallerte überkleideten Theile der Zellen vorhanden, an dem schmäleren, von welchem der dicke Gallertstiel ausgeht, kann man sie nicht nachweisen. Alle diese Umstände weisen darauf hin, dass die Gallertprismen den Endanschwellungen der Porenorgane ihre Ent-

[1]) In der Scheitelmitte von *Sphaerozosma vertebratum* finden sich wohl dicht nebeneinander zwei Poren, es ist aber ausgeschlossen, dass diese die exentrisch gelegenen Ligamente, welche die Klammern umhüllen, ausscheiden könnten.

stehung verdanken; wahrscheinlich kommen sie durch Verquellung der oberflächlichen Partieen der Endknöpfchen oder Endnelken zu stande und stellen daher eigentlich nicht ein Secret, sondern eher einen Bestandtheil des Porenapparates dar. In diesem Sinne aufgefasst bildet die aus Prismen zusammengesetzte Gallerthülle der Desmidiaceen des Cosmariumtypus einen integrirenden Bestandtheil der Zellmembran, freilich einen ziemlich veränderlichen, da sie unter günstigen Bedingungen sich mächtig entwickeln, unter ungünstigen vollständig schwinden, später aber wieder neu gebildet werden kann.

Bei der Beschreibung des Porenapparates wurden die Endknöpfchen und Endnelken schlechthin als terminale Verdickungen der Porenfäden dargestellt; es darf aber nicht unerwähnt bleiben, dass einzelne Beobachtungen mit dieser Deutung im Widerspruch stehen. In der Gallerthülle von *Sphaerozosma pulchrum* Bailey, *Cosmarium phaseolus* Bréb. und *Xanthidium armatum* (Bréb.) Rabh. wurden mitunter radiär gestellte, feine, gerade Fäden gefunden, welche, von der Oberfläche der Zellmembran ausgehend, sich bis nahe an die äussere Grenze der Gallertprismen erstrecken. Da die Fäden stets an den Porenmündungen entspringen und in ihrem Verhalten gegen Anilinfarbstoffe mit den Porenorganen übereinstimmen, so handelt es sich wohl um Porenfäden, welche in die Prismengallerte hineingewachsen sind. Das ungewöhnlich starke Wachsthum betrifft bald einzelne, bald sämmtliche Porenfäden einer Zelle oder Zellhälfte. Man sollte nun erwarten, die Knöpfchen oder Nelken an die Enden der Fäden hinausgerückt zu finden, indessen liegen sie wie gewöhnlich an den Porenmündungen und die Fadenenden sind nicht verdickt. (Tafel 18, Fig. 7.) Dieses Verhalten spricht für eine Durchwachsung der Endknöpfchen oder -nelken durch die Porenfäden, was sich nicht gut mit der Auffassung der ersteren als Terminal verdickungen der Porenfäden vereinbaren lässt. Für *Xanthidium armatum* wäre eine Erklärung möglich durch die Annahme, dass die Endnelken Verlängerungen der röhrenförmigen Porenmäntel bilden, an den Poren von *Cosmarium phaseolus* und *Sphaerozosma pulchrum* sind jedoch Porenmäntel nicht zu erkennen. Vielleicht bringen weitere Beobachtungen Aufklärung über die scheinbaren Widersprüche. Auch an *Cosmocladium constrictum* konnte ich regelmässig Porenfäden sehen, welche weit in die Hüllgallerte hineinreichten, sie liessen aber weder an ihrem Ende, noch an der äusseren Porenmündung ein Endknöpfchen wahrnehmen. Verdünnte Fuchsinlösung färbte die Fäden intensiv roth, ihre Enden erschienen dann durch das Auftreten einer radiären Streifung der Gallerte pinselförmig, bei stärkerer Färbung schritt die Streifung nach innen bis zur Oberfläche der Zellhaut fort. Hier scheinen also die Gallertprismen von den verlängerten Porenfäden abzustammen.

Bemerkungen zum System.

Es war nicht der Zweck dieser Studie, Grundlagen für ein natürliches System der Desmidiaceen zu schaffen, was durch einseitige Berücksichtigung einzelner, wenn auch wichtiger anatomischer oder physiologischer Thatsachen

gewiss nicht erreicht werden kann. Gleichwohl scheinen mir die bisherigen Ergebnisse der Untersuchungen über die Zellmembran für die Systematik keineswegs bedeutungslos zu sein, weil sie die Einreihung der Gattungen in wohlabgegrenzte Gruppen ermöglichen und die Beurtheilung des Verwandtschaftsgrades, indirect auch des Alters der Gattungen erleichtern. Nach der Structur der Zellhaut lassen sich die Desmidiaceen in eine Reihe ordnen, welche, mit Formen von einfachstem Bau beginnend, zu solchen führt, deren äussere Decke eine hohe Stufe morphologischer Differenzirung erreicht hat, man findet auch den Schlüssel für das verschiedene Verhalten bei den physiologischen Acten der Zelltheilung und Conjugation in der höheren oder niederen Organisation der Membran. Die Mängel des gegenwärtigen Systems, dessen Eintheilungsprinzip im wesentlichen die Gestalt der Zellen bildet, sind allgemein anerkannt und ich halte es daher für einen Fortschritt, wenn constante Merkmale, wie sie der Zellhautbau und die Zelltheilung bieten, so weit als möglich für die systematische Eintheilung zur Verwendung gelangen. Es handelt sich dabei um die Abgrenzung von Subfamilien, Tribus und Gruppen; die derzeit übliche Gattungseintheilung wird im allgemeinen nicht berührt, nur das unnatürlich zusammengestellte Genus *Penium* kann in seinem bisherigen Umfange nicht aufrechterhalten bleiben. Einige seiner Species müssen mit *Cosmarium*, zwei mit *Closterium* vereinigt werden, eine dritte Artengruppe ist unter den Spirotaenieen als besondere Gattung einzuschalten, für welche der von Nägeli [**21**, p. 107] zuerst gebrauchte Name *Netrium* passend erscheint.

Die Gruppen höherer und niederer Ordnung, in welche die Desmidiaceen nach ihrer Zellhautstructur zerfallen, wurden schon im vorigen Abschnitte charakterisirt. Wir können zunächst die beiden Subfamilien der saccodermen und placodermen Desmidiaceen unterscheiden und die erstere in zwei Tribus — in den früheren Abschnitten als Typen bezeichnet —, die Spirotaenieen und Gonatozygeen, theilen. Zu den Spirotaenieen gehören die Gattungen *Mesotaenium, Ancylonema, Cylindrocystis* und *Spirotaenia*, als neue Gattung kommt dazu *Netrium* mit den vier Arten, welche bisher *Penium digitus* (Ehrbg.) Bréb., *interruptum* Bréb., *lamellosum* Bréb. und *oblongum* de Bary hiessen. Auch *Penium latiusculum* Perty, *Naegelii* Bréb., *sublamellosum* Turn. sind mit Wahrscheinlichkeit hierher zu stellen. Die Tribus der Gonatozygeen wird von den beiden Gattungen *Gonatozygon* und *Genicularia* gebildet, welche aber richtiger in eine einzige, nämlich *Gonatozygon* mit den Untergattungen *Eugonatozygon* und *Genicularia*, zusammengezogen werden sollten. De Bary, welcher ebenso wie Nägeli dem Chlorophyllbau grossen Werth als Criterium für die Abgrenzung von Gattungen beimass, trennte *Genicularia* nur der parietalen Chlorophoren wegen von *Gonatozygon* ab, dessen Chloryphyllkörper axil sind. Seither wurde dieses Eintheilungsprinzip vielfach benützt, ohne sich aber allgemeine Anerkennung erringen zu können, da seine consequente Durchführung unnatürliche Gattungen schuf. Wenn in der Gattung *Spirotaenia* Arten mit

parietalen und axilen Chlorophoren Platz finden, so kann auch *Genicularia spirotaenia* de Bary 1858 unbedenklich wieder unter ihrem früheren Namen *Gonatozygon spirotaenium* de Bary 1856 mit der kleinen Gattung *Gonatozygon* vereinigt werden.

Die Subfamilie der placodermen Desmidiaceen besteht aus zwei Abtheilungen; in der ersten ist die Theilungsstelle variabel, in der zweiten fix. Zur ersten Abtheilung gehören zwei Tribus, die Penieen und die Closterieen, zur zweiten nur eine, aber weitaus die umfangreichste Tribus, die Cosmarieen. Die Tribus der Penieen enthält als einzige Gattung *Penium* mit den Arten *Penium cylindrus* (Ehrbg.) Bréb., *didymocarpum* Lund., *margaritaceum* (Ehrbg.) Bréb., *polymorphum* Perty, *spirostriolatum* Bark., mit grösster Wahrscheinlichkeit finden auch *Penium annulare* West, *breve* (Wood) Wille, *conspersum* Wittr., *cuticulare* West, *exiguum* West, *Lewisii* Turn. und *phymatosporum* Nordst. hier ihren richtigen Platz. Die Tribus der Closterieen besteht ebenfalls nur aus einer Gattung, *Closterium*, diese lässt sich in zwei Subgenera theilen. In der einen Untergattung fehlt periodisches Ergänzungswachsthum, es sind daher Querbinden, aber keine Gürtelbänder vorhanden, während die Arten, welche der anderen Untergattung angehören, durch typisches periodisches Ergänzungswachsthum Gürtelbänder ausbilden. Zu den Gürtelbandclosterien sind zu rechnen: *Closterium anastomosum* West, *angustatum* Kuetz., *Archerianum* Cleve, *biclavatum* Börgs., *bienense* Not., *costatum* Corda, *Cynthia* Not., *didymotocum* Corda, *directum* Arch., *japonicum* Sur., *intermedium* Ralfs, *juncidum* Ralfs, *lagoënse* Nordst., *macilentum* Bréb., *porrectum* Nordst., *striolatum* Ehrbg., *subdirectum* West, *subtruncatum* West und *subjuncidum* Not., alle anderen bisher bekannten Species sind, von einigen zweifelhaften abgesehen, gürtelbandlos. Auch *Closterium libellula* Focke (= *Penium libellula* Nordst.) und *Penium navicula* Bréb. müssen unter die gürtelbandlosen Closterien eingereiht werden. Ueber die zweifelhafte Stellung der Gattung *Roya* West habe ich mich bereits früher geäussert, ich halte ihre Abtrennung von *Closterium* vorläufig nicht für genügend begründet.

Die Tribus der Cosmarieen lässt sich nach dem Verhalten bei der Zelltheilung in zwei Gattungsgruppen zerlegen; in der einen bleibt die bei der Zelltheilung angelegte Querwand eben, in der anderen bildet sie Ringfalten aus, welche später vorgestülpt werden. Die Ringfaltenbildung findet in den Gattungen *Gymnozyga, Desmidium* und *Streptonema* statt, die Zahl der Ringfalten ist verschieden. Bei *Gymnozyga* und *Desmidium cylindricum* Grev., sowie seinen nächsten Verwandten *D. coarctatum* Nordst., *graciliceps* (Nordst.) Lagh. und *laticeps* Nordst. wird nur eine Ringfalte angelegt, welche dem Umfange der Scheitelfläche entspricht, bei den anderen Arten von *Desmidium*, ferner bei *Streptonema* entstehen die Füsschen, welche den Contact der Nachbarzellen vermitteln, durch die Ausstülpung der Ringfalten, die Zahl der letzteren ist daher jener der Füsschen gleich, meist drei, seltener vier oder zwei. Ob die Vertheilung der Arten in die drei

Gattungen richtig oder ob es besser sei, die *Desmidium*-Arten mit nur einer Ringfalte als besondere Gattung, *Didymoprium*, aufzufassen, eventuell mit *Gymnozyga* zu vereinigen, mag dahingestellt bleiben.

Die grössten Schwierigkeiten in systematischer Beziehung bietet jene Gruppe der Cosmarieen, welche bei der Zelltheilung eine ebene Querwand ausbildet; sie umfasst die Hauptmasse der Desmidiaceen mit einer Unzahl von Arten, Varietäten und Formen. Offenbar ist hier das Centrum für die fortschreitende Entwickelung der Familie durch Bildung neuer Arten zu suchen und es wird dadurch erklärlich, warum es bisher nicht gelang, die Fülle der Species in gut abgegrenzte Gattungen zu vertheilen. Wie immer man die letzteren zusammenstellen mag, stets finden sich Zwischenformen, die den Uebergang zu anderen Gattungen, oft zu mehreren vermitteln. Die Zellhautstructur und die Zelltheilung liefern keine Anhaltspunkte für die Gattungsabgrenzung, andere für diesen Zweck verwerthbare anatomische, physiologische oder biologische Criterien müssten erst gefunden werden. Die Hindernisse, denen selbst die Trennung der Gattungen in freizellige (einzeln lebende) und verbundenzellige (coloniebildende) begegnet, wurden früher ausführlich dargelegt; wir finden in *Cosmarium* und *Staurastrum, Arthrodesmus* und *Xanthidium* einerseits, *Spondylosium, Sphaerozosma* und *Onychonema* andererseits parallele Reihen einzeln lebender und fadenbildender Cosmarieen, wir lernten aber auch Zwischenglieder kennen, bei welchen es schwer fällt, zu entscheiden, ob sie in die eine oder in die andere Reihe gehören. Wenn man bei der Eintheilung in freizellige und verbundenzellige Gattungen bleibt, so lassen sich aus den letzteren zwei Gruppen formen, deren eine aus den Gattungen *Cosmocladium* und *Oocardium* besteht, während die andere die fadenbildenden Genera *Hyalotheca, Phymatodocis, Sphaerozosma* und *Onychonema* enthält. Unter die freizelligen Cosmarieen und zwar in die Gattung *Cosmarium* sind auch, wie früher erklärt wurde, mehrere Species von *Penium* einzuschalten, nämlich *Penium adelochondrum* Elfv., *Clevei* Lund., *Mooreanum* Arch. und *minutum* (Ralfs) Cleve [1]), wahrscheinlich ausserdem *P. australe* Rac., *cucurbitinum* Roy, *lagenarioides* Roy, *lanceolatum* Turn. und *armatum* Eichl. Rac.

[1]) Die Species wurde zunächst von Ralfs zu *Docidium*, später von Cleve zu *Penium*, von Delponte zu *Pleurotaenium* und von Kirchner zu *Calocylindrus*, somit zu *Cosmarium* im weiteren Sinne, gestellt. Nach Nordstedt's Bemerkung [**23**, p. 172] handelt es sich wahrscheinlich um zwei oder drei verschiedene Arten, von denen eine zu *Pleurotaenium* gehört. Die kurzen Formen des *Penium minutum*, welche mehr oder weniger genau mit *Penium Ralfsii* de Bary übereinstimmen, lassen sich unschwer in der Gattung *Cosmarium* unterbringen, die langgestreckten Formen mit deutlicher Basalanschwellung der Zellhälften stehen dagegen ihrer Gestalt nach der Gattung *Pleurotaenium* entschieden näher, als der Gattung *Cosmarium*. Die Chlorophoren sind sowohl bei den kurzen als bei den langgestreckten Formen in der Regel axil, häufig aber auch parietal und es scheint daher *Penium minutum* ein Bindeglied zwischen den Gattungen *Pleurotaenium* und *Cosmarium* darzustellen.

Der folgende Entwurf eines Systems der Desmidiaceen ist den obigen Darlegungen entsprechend zusammengestellt. In demselben fanden nur diejenigen Merkmale Berücksichtigung, welche der Bau der Zellmembran und ihr Verhalten bei der Zelltheilung zu liefern vermögen, es wurde daher auch für die Tribus der Cosmarieen die übliche Gattungseintheilung beibehalten.

Familie: Desmidiaceae.

Subfamilie I. Saccoderme Desmidiaceen.

Zellhaut nicht segmentirt, ohne Porenapparat. Theilungsstelle nicht präformirt. Die bei der Zelltheilung angelegte Querscheidewand an die unveränderte Membran der Mutterzelle ansetzend.

Tribus 1. Spirotaenieae.

Zellhaut ohne differente Aussenschicht.

Gattungen:

Mesotaenium Naeg.
Ancylonema Berggren.
Cylindrocystis Menegh., de Bary.
Spirotaenia Bréb., emend. Lütk.
Subgenus 1. *Monotaeniae.*
„ 2. *Polytaeniae.*
Netrium Naeg.
Species:
N. digitus Naeg. (= *Penium digitus* [Ehrbg.] Bréb.).
„ *interruptum* (= *Penium interruptum* Bréb.).
„ *lamellosum* (= *Penium lamellosum* Bréb.).
„ *oblongum* (= *Penium oblongum* de Bary).

Tribus 2. Gonatozygeae.

Zellhaut mit differenter Aussenschicht. Periodisches Ergänzungswachsthum vorhanden.

Gattung:

Gonatozygon de Bary.
Subgenus 1. *Eugonatozygon.*
„ 2. *Genicularia.*

Subfamilie II. Placoderme Desmidiaceen.

Zellhaut segmentirt, mit differenter Aussenschicht. Die Zelltheilung erfolgt an einer präformirten Theilungsstelle unter Einschaltung eines schmalen Zwischenstückes, an welches die Querscheidewand ansetzt.

A. Theilungsstelle variabel.

Tribus 3. Penieae.

Zellhaut ohne Porenapparat. Theilungsstelle an den Segmentgrenzen, unregelmässig wechselnd. Periodisches Ergänzungswachsthum vorhanden, atypsich.

Gattung:

Penium Bréb. pro parte.

Species:

P. cylindrus (Ehrbg.) Bréb.
„ *didymocarpum* Lund.
„ *margaritaceum* (Ehrbg.) Bréb.
„ *polymorphum* Perty.
„ *spirostriolatum* Bark.

Tribus 4. Closterieae.

Zellhaut meist mit Porenapparat. Theilungsstelle regelmässig gegen die Zellmitte fortschreitend.

Gattung:

Closterium Nitzsch.

Subgenus 1. Mit typischem periodischen Ergänzungswachsthum (Gürtelbandclosterien).

Subgenus 2. Ohne periodisches Ergänzungswachsthum (Gürtelbandlose Closterien).

Einzureihende Species:

Closterium libellula Focke.
Penium navicula Bréb.

B. Theilungsstelle fix.

Tribus 5. Cosmarieae.

Zellhaut aus zwei Schalstücken bestehend, mit Porenapparat. Periodisches Ergänzungswachsthum fehlt.

a. Die bei der Theilung angelegte Querwand bleibt eben

α. Nach der Theilung trennen sich die Tochterzellen und leben einzeln.

Gattungen:

Docidium Bréb. emend. Lundell.
Triploceras Bailey emend. Nordst.
Pleurotaenium Naeg.
Cosmarium Corda, Ralfs (incl. *Dysphinctium* Naeg. und *Pleurotaeniopsis* de Toni).

Einzureihende Species:

Penium adelochondrum Elfv.
„ *Clevei* Lund.
„ *Mooreanum* Arch.
„ *minutum* (Ralfs) Cleve.

Arthrodesmus Ehrbg. (incl. *Ichthyocercus* West?).
Xanthidium Ehrbg., Ralfs.
Staurastrum Meyen, Ralfs (incl. *Pleurenterium* Lund).
Tetmemorus Ralfs.
Euastrum Ehrbg., Ralfs.
Micrasterias Ag.

β. Mehrere Generationen von Zellen bleiben zu Colonieen vereinigt.

* Colonieen sphäroidisch, Zellen sich nicht berührend, durch Gallertbänder in Verbindung erhalten.

Gattungen:

Cosmocladium Bréb.
Oocardium Naeg.

** Colonieen fadenförmig, Zellen im Sinne der Längsaxe aneinandergereiht.

Gattungen:

Sphaerozosma Corda (incl. *Spondylosium* Bréb.).
Onychonema Wallich.
Hyalotheca Ehrbg.
Phymatodocis Nordst.

b. Die bei der Theilung angelegte anfangs ebene Querwand bildet Ringfalten aus, die später vorgestülpt werden. Die Zellen bleiben zu Fäden verbunden.

Gattungen:

Gymnozyga Ehrb.
Desmidium Ag.
Streptonema Wallich.

Citirte Litteratur.

1. Archer, W. Sub group Desmidieae or Desmidiaceae. Pritchard, A. A history of Infusoria including the Desmidiaceae and Diatomaceae british and foreign. 4. Ed. 1861.
2. Archer, W. On the Conjugation of Spirotaenia condensata (Bréb.) and of Spirotaenia truncata (Arch.). Quart. Journ. Micr. Sc. n. s. vol. 7, 1867.
3. Archer, W. Penium rufopellitum Roy, from Connemara, exhibited, to show the exfoliation of the external reddish cortical Coating. Ann. and Magaz. of Nat. Hist. 5 ser. vol. 13, 1884.
4. de Bary, A. Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.
5. Berggren, S. Alger från Grönlands Inlandsis. Öfvers. af K. Vetensk. Akad. Förhandl. 28 årg 1871.
6. Börgesen, F. Freshwater Algae of the Färöes. Botany of the Färöes, Part I. Copenhagen 1901.
7. Braun, A. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851.
8. Brébisson, A. de. Liste des Desmidiées observées en Basse-Normandie. Mém. de la société imp. des Scienc. natur. de Cherbourg. Vol. 4, 1856.
9. Buetschli. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Band I. Protozoa 1885. II. Abth. 3. Ordn. Dinoflagellata.
10. Delponte, J. B. Specimen Desmidiacearum subalpinarum. Memor. d. R. Acad. d. scienze di Torino, ser. 2, tom. 28, 1876, tom. 30, 1878.
11. Fischer, A. Ueber das Vorkommen von Gypscrystallen bei den Desmidieen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 14, 1883.
12. Fischer, A. Ueber Zelltheilung der Closterien. Bot. Zeit. 1883.
13. Focke, G. W. Physiologische Studien. I. Heft. Bremen 1847.
14. Hauptfleisch, P. Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Inaug.-Diss. Greifswald 1888.
15. Johnson, L. N. On some species of Micrasterias. Bot. Gazette Vol. 19, 1894.
16. Klebs, G. Ueber Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biolog. Centralbl. Bd. 5, 1885.
17. Klebs, G. Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. aus d. botan. Instit. zu Tübingen. Vol. 2. 1886.
18. Lütkemüller, J. Die Poren der Desmidiaceengattung Closterium Nitzsch. Oesterr. bot. Zeitschr. 44. Jahrg. 1894.
19. Lütkemüller, J. Ueber die Gattung Spirotaenia Bréb. Oesterr. botan. Zeitschr. 45. Jahrg. 1895.
20. Morren, M. Ch. Mémoire sur les Closteries. Ann. des scienc. natur. 2. sér. Bot. vol. 5, 1836.

21. Naegeli, C. Gattungen einzelliger Algen physiologisch und systematisch bearbeitet. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. gesammt. Naturwiss, Bd. 10, 1849.

22. Nordstedt, O. Bidrag till kännedomen om sydligare Norges Desmidieer. Acta Univ. Lund. Vol. 9, 1873.

23. Nordstedt, O. Index Desmidiacearum citationibus locupletissimus atque bibliographia. Lund 1896.

24. Pfeiffer, v. Wellheim F. Beiträge zur Fixirung und Präparation der Süsswasseralgen. Oesterr. botan. Zeitschr. Jahrg. 48, 1898.

25. Schroeder, B. Cosmocladium saxonicum de Bary. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 18, 1900.

26. Schütt, F. Studien über die Zellen der Peridineen. Ergebnisse der Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung, Bd. IV, M. a. A. Kiel u. Leipzig 1895.

27. Schütt, F. Centrifugales Dickenwachsthum der Membran und extramembranöses Plasma. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33, 1899.

28. Senn, G. Ueber einige coloniebildende einzellige Algen. Inaug.-Diss. Basel 1899.

29. Smith, W. Observations on the conjugation of Closterium Ehrenbergii. Ann. a. Magaz. of Nat. Hist. ser. 2, vol. 5, 1850.

30. de Toni, G. B. Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum. Vol. 1. Chlorophyceae. Patavii 1889.

31. Turner, W. Barwell. Algae aquae dulcis Indiae orientalis. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 25, 1892.

32. Wallich, G. C. Desmidiaceae of Lower Bengal. Ann. and Magaz. Nat. Hist. ser. 3, vol. 5, 1860.

33. West, W. and West, G. S. On some New and Interesting Freshwater Algae. Journ. R. Micr. Soc. 1896.

34. West, W. and West, G. S. Observations on the Conjugatae. Ann. of Bot. Vol. 12, 1898.

35. West, G. S. On Variation in the Desmidieae and its bearings on their classification. Journ. of Linn. Soc. Bot. vol. 34, 1899.

36. Wittrock, V. und Nordstedt, O. Algae aquae dulcis exsiccatae, praecipue Scandinavicae. Fasc. 21. (Descriptiones systematice dispositae et index generalis fasc. 1—20.) Stockholm 1889.

Nachtrag.

Schroeder, B. Untersuchungen über Gallertbildungen der Algen. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. 7. Bd.

Diese Abhandlung, welche erschien, als die vorliegende Arbeit bereits dem Druck übergeben war, enthält mehrfache neue Beobachtungen über die Gallerte der Desmidiaceen und bringt auch gute Abbildungen der Endnelken der Porenorgane. Obwohl es nicht mehr möglich war, auf die Ergebnisse der Untersuchungen Schroeder's einzugehen, glaube ich doch, den Aufsatz hier nachträglich anführen zu müssen.

Figurenerklärung.

Tafel 18.

Fig. 1—3. *Tetmemorus granulatus* (Bréb.) Ralfs, Zellhaut.
1. Querschnitt mit Fuchsin und essigsaurem Kali behandelt. V = 1600.
2. Querschnitt, 3. Flächenansicht, beide stärker vergrössert, halbschematisch.

Fig. 4—6. *Cosmarium turgidum* Bréb., Zellhaut.
4. Querschnitt mit Fuchsin und essigsaurem Kali behandelt. V = 1600.
5. Querschnitt, 6. Flächenansicht, stärker vergrössert, halbschematisch.

Fig. 7. *Xanthidium armatum* (Bréb.) Rabh., Zellhautquerschnitt, stark vergrössert, halbschematisch.

Fig. 8—14. Endnelken der Porenorgane von *Xanthidium armatum*, circa 2000 mal vergrössert.
8—10. ungefärbt, 11—14. nach Fuchsinfärbung.

Fig. 15—17. Verschiedene Formen von Endnelken, stark vergrössert, halbschematisch, 15. von *Pleurotaenium nodulosum* (Bréb.) de Bary, 16. von *Hyalotheca dissiliens* (Smith) Bréb., 17. von *Arthrodesmus octocornis* Ehrbg.

Fig. 18—19. *Sphaerozosma* (*Spondylosium*) spec. V = 850.
Porenapparat, gefärbt mit Fuchsin und essigsaurem Kali.
18. Frontalansicht (bei oberflächlicher und tiefer Einstellung), 19. Scheitelansicht.

Fig. 20—22. Apicaler Porenapparat von *Euastrum didelta* (Turp.) Ralfs, gefärbt mit Fuchsin und essigsaurem Kali. V = 800.
20. Frontalansicht, 21. Seitenansicht, 22. Scheitelansicht.

Fig. 23—24. Apicaler Porenapparat von *Tetmemorus Brébissonii* (Men.) Ralfs, gefärbt mit Fuchsin und essigsaurem Kali. V = 800.
23. Frontalansicht, 24. Scheitelansicht.

Fig. 25—27. Apicaler Porenapparat von *Tetmemorus granulatus* (Bréb.) Ralfs, gefärbt mit Fuchsin und essigsaurem Kali. V = 800.
25. Frontalansicht, 26. Seitenansicht, 27. Scheitelansicht.

Fig. 28. *Onychonema filiforme* (Ehrbg.) Roy u. Biss. V = 600.
Gallertbänder zwischen den Scheiteln der Nachbarzellen nach Fuchsinfärbung.

Fig. 29—30. *Hyalotheca dissiliens* (Smith) Bréb. V = 400.
Gallertbänder zwischen den Scheiteln der Nachbarzellen.
29. ungefärbt, untersucht in Cupramnioniumoxyd, 30. nach Ueberfärbung mit Fuchsin.

Fig. 31—33. *Cosmocladium constrictum* Arch. V = 1200.
Längsansichten nach Lebendfärbung mit Fuchsin.
32. zeigt den basalen Porenapparat in Flächenansicht, 33. im Randbilde bei Einstellung auf die optische Axe.

Fig. 34—36. *Cosmocladium saxonicum* de Bary. V = 1200.
Porenapparat nach Fuchsinfärbung.
34. Frontalansicht (in oberflächlicher und tiefer Einstellung), 35. Seitenansicht, 36. Scheitelansicht.

Fig. 37—38. *Oocardium stratum* Naeg. V = 1200.
Porenapparat nach Färbung mit Fuchsin und essigsaurem Kali.
37. breite, 38. schmale Längsansicht. (Bei anderen Desmidiaceen entspricht 37 der Frontalansicht, 38 der Scheitelansicht.)

Fig. 39. *Closterium acerosum* (Schrank) Ehrbg. V = 850.
Stück des mittleren Theiles der Zellmembran mit der Ringfurche und vier Querbinden. Der Porenapparat durch Fuchsin und essigsaures Kali gefärbt.

Fig. 40—42. *Closterium turgidum* Ehrbg. subsp. *giganteum* Nordst., Zellhaut. V = 1200.
40. Partie aus einer gelblichen (jungen) Zellhanthälfte in Flächenansicht, 41. isolirtes Stück der braunen Aussenschicht einer alten Zellhälfte, Flächenansicht, 42. Querschnitt, nach Färbung des Porenapparates durch Fuchsin und essigsaures Kali.

Fig. 43. *Closterium lunula* (Müll.) Nitzsch. Zellhautquerschnitt, mit Fuchsin und essigsaurem Kali gefärbt. V = 1600.

Fig. 44—45. *Penium polymorphum* Perty. Zellhaut nach Fuchsinfärbung.
44. Leere Zelle in Längsansicht. V = 1600. 45. Querschnitt der Zellmembran, stark vergrössert, schematisch.

Tafel 19.

Fig. 1. *Docidium baculum* Bréb. Verbindungsstelle der Zellhälften, Längsansicht. V = 1200.

Fig. 2. *Pleurotaenium Archeri* Delp. Verbindungsstelle der Zellhälften. Längsansicht. V = 400.

Fig. 3. *Cosmarium turgidum* Bréb. Verbindungsstelle der Zellhälften in Längsansicht, Randbild. V = 600.
Die Membran durch Kalilauge stark gequollen; die Aussenschicht ist grau getont.

Fig. 4—6. *Oocardium stratum* Naeg. Zelltheilung. V = 800.
4. Frontalansicht einer Zelle in beginnender Theilung mit vollständiger Scheidewand. Im Centrum der beiden Chlorophyllkörper je ein Pyrenoid mit Amylumhülle; nahe der Scheidewand gegen die schmale Seite der Zelle liegen die beiden Zellkerne. (Gezeichnet nach einem Dauerpräparat von Pfeiffer v. Wellheim.)
5. Häutung? am Ende der Zelltheilung. Die beiden jungen Zellhälften ohne Gallerthülle, der Gallertstiel noch ungetheilt. An der vom Stiel abgewendeten Seite wird anscheinend die primäre Membran abgestossen.
6. Zwei Schwesterzellen, deren jüngere Hälften vollständig herangewachsen und nur etwas schwächer contourirt sind. Gallertstiel bereits getheilt, an seiner Gabelungsstelle erkennt man eine unvollständige Septirung. Sie markirt die Grenze, wo die Ausscheidung der Stielgallerte durch die jungen Zellhälften beginnt.

Fig. 7. *Desmidium cylindricum* Grev. Faden mit unterbliebener Ausstülpung der Ringfalten. V = 400.

Fig. 8. *Sphaerozosma vertebratum* (Bréb.) Ralfs. V = 600.
Theil eines Fadens mit Gallertbändern zwischen den Scheiteln der Nachbarzellen, untersucht in Cuprammoniumoxyd.

Fig. 9. *Streptonema trilobatum* Wall. Theil eines Fadens. V = 400. (Nach Wallich.)

Fig. 10—12. *Closterium turgidum* Ehrbg. subsp. *giganteum* Nordst., Zellhaut.
10. Habitusbild. V = 40.

11. Partie aus der Zellmitte, Flächenansicht. V = 1200.
12. Dieselbe Partie im Randbild. V = 1200.
a b Querbinde, c Ringfurche.

Fig. 13—14. *Penium margaritaceum* (Ehrbg,) Bréb. Zellhaut.
13. Endstück. V = 1150.
14. Flächenansicht. V = 1600.

Fig. 15. *Penium spirostriolatum* Bark. Längsansicht einer leeren Zelle. V = 400.

Fig. 16—21. *Penium polymorphum* Perty, Gürtelbänder. V = 400.
16. besteht nur aus zwei Schalstücken, 17—20. haben ein oder mehrere Gürtelbänder, 21. zeigt ein junges Gürtelband mit Ringfurche.

Fig. 22—23. *Gonatozygon Ralfsii* de Bary. V = 800.
22. Zelle mit jungem Gürtelband.
23. Schwesterzellen, deren jüngere Hälften noch glatte Membran besitzen.
Bei beiden Figuren wurden in der Lithographie die Zellenden nicht ganz correct wiedergegeben und es kommt deshalb die Grenze zwischen der dicken Membran der Seitenflächen und der dünneren der Scheitel nicht richtig zum Ausdruck.

Fig. 24—25. *Gonatozygon asperum* Bréb. V = 800.
24. Schwesterzellen mit noch unvollständig ausgebildeten jüngeren Hälften. Die Membran der letzteren ist schwach contourirt und glatt.
25. Zelle mit zwei Auftreibungen (Grenzen eines Gürtelbandes?).

Fig. 26. *Spirotaenia obscura* Ralfs, Zelltheilung. Die Querwand ist vollkommen ausgebildet. V = 400.

Fig. 27. *Spirotaenia*, Zelltheilung. Zwei Schwesterzellen nach vollendeter Theilung, mit abgeschrägten Enden aneinanderliegend. Schematisch.

Tafel 20.

Gruppe A. Schema für die Zelltheilung der gürtelbandlosen Closterien. Ein Keimling mit drei von demselben abstammenden Generationen. Die Segmente der Zellhaut, welche gleiches Alter haben, sind gleich gefärbt, die ältesten am dunkelsten braun.

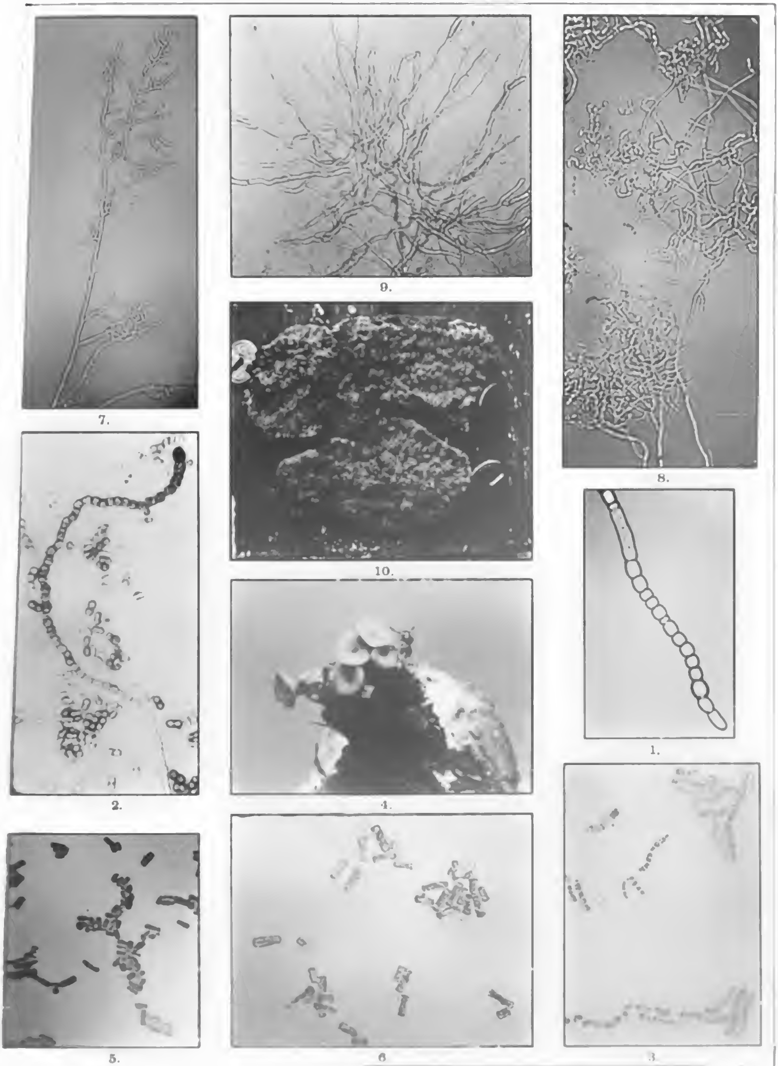
Gruppe B. Schema für die Zelltheilung der Gürtelband-Closterien. Ein Keimling mit zwei von demselben abstammenden Generationen. Die ältesten Segmente am dunkelsten braun gefärbt. Die completen Individuen mit zwei Gürtelbändern sind mit * bezeichnet.
In Gruppe A und B ist die Ringfurche an jeder der Zellen durch eine punktirte Querlinie angedeutet.

Fig. 1—10. *Penium cylindrus* (Ehrbg.) Bréb. V = 1200.
Die ältesten Zellhautsegmente mit stark entwickelten Stäben sind am dunkelsten braun gefärbt, die jüngsten farblos und structurlos.

Fig. 11—14. *Penium margaritaceum* (Ehrbg.) Bréb. V = 400.
Die älteren Segmente der Zellhaut sind braun, die jungen farblos.

Druckfehler.

Seite 386 vorletzte Zeile statt: Tafel 20, Fig. 25 lies: Tafel **19**, Fig. 25.



1—3 Oidienbildung bei einer Mucor-, Dematium- u. Dacryomyces-Form. 4—6 Ascobolus lignatilis A. u. S.
7—10 Phlebia merismoides Fr.

Falck phot.



1.



3.



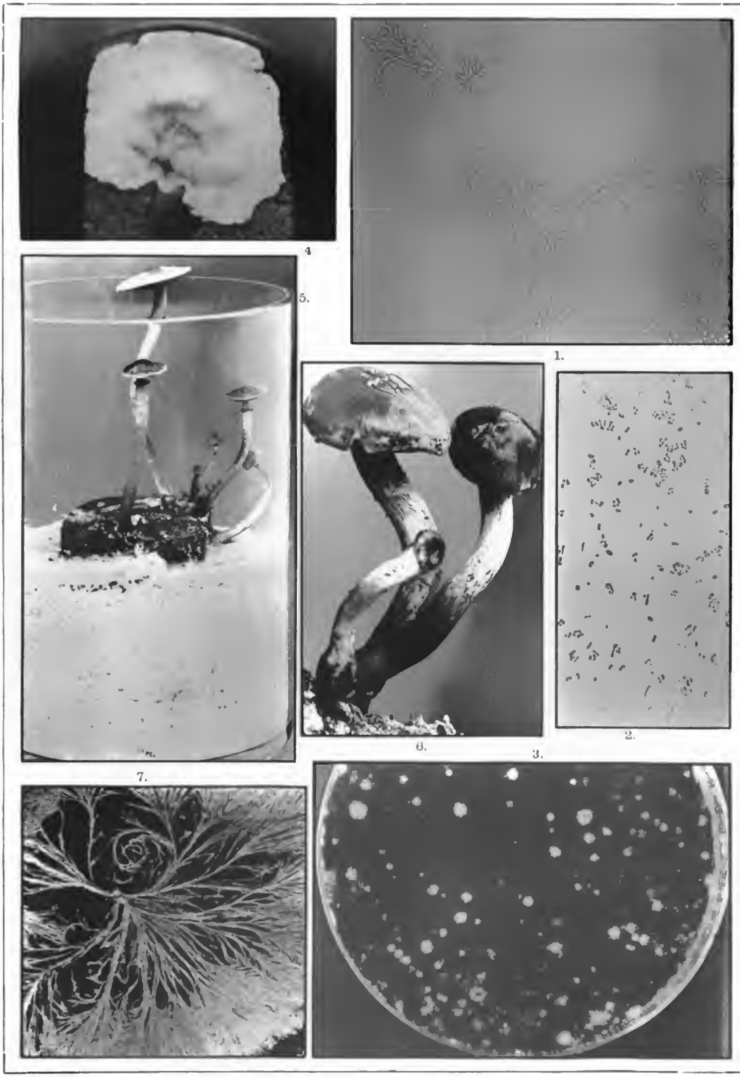
2.



4.

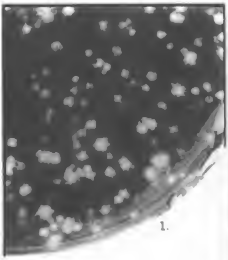
Mistbewohnende Basidiomyceten.

R. Falck phot.

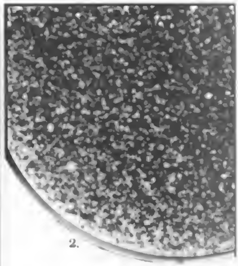


Hypholoma fasciculare Huds.

R. Falck phot.


1.

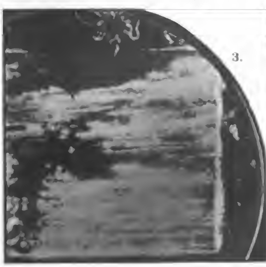

8.


2.

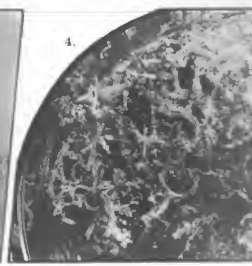

7.


6.

5.

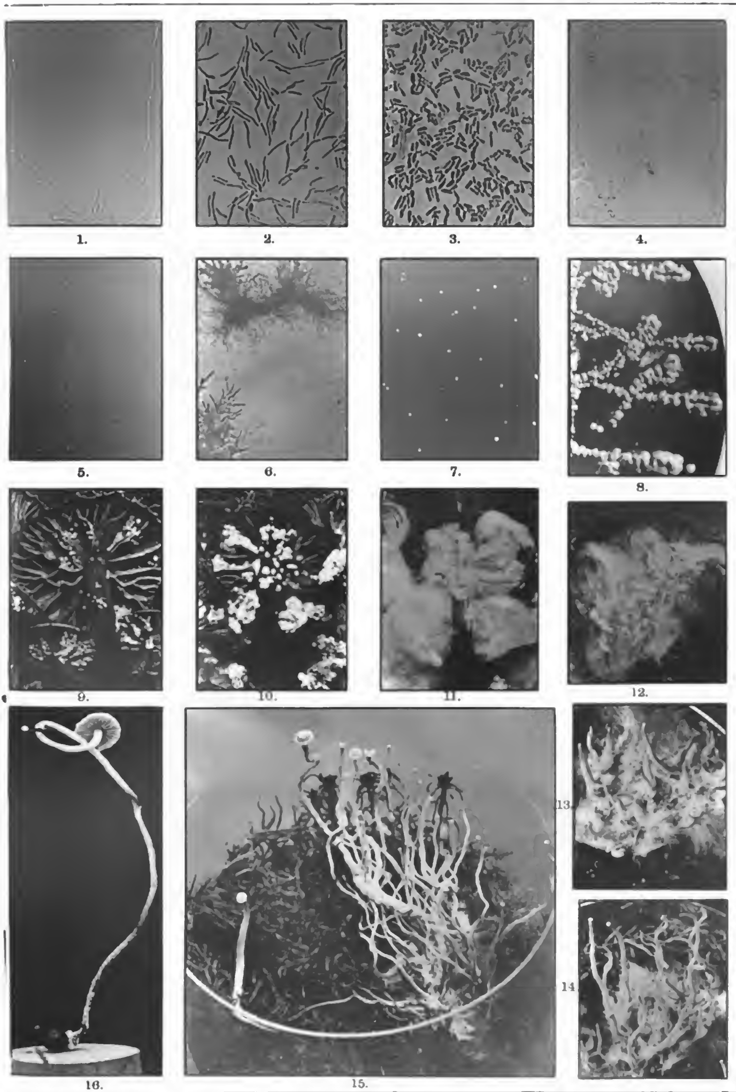

3.




4.

Collybia velutipes Curtis.

R. Falck phot.

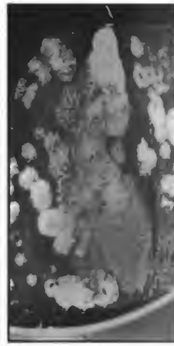


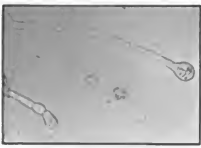
Collybia tuberosa Quelet.

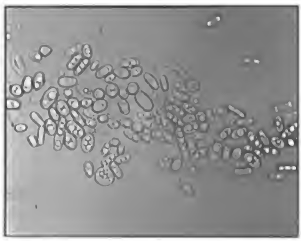
Falck phot.


1.


2.


3.


8.


9.


7.

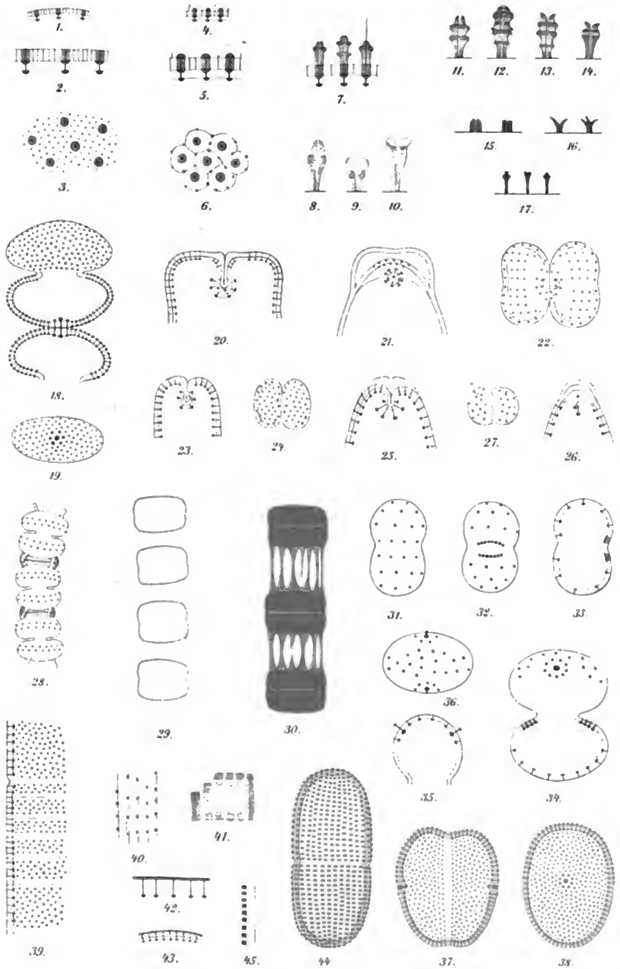

5.

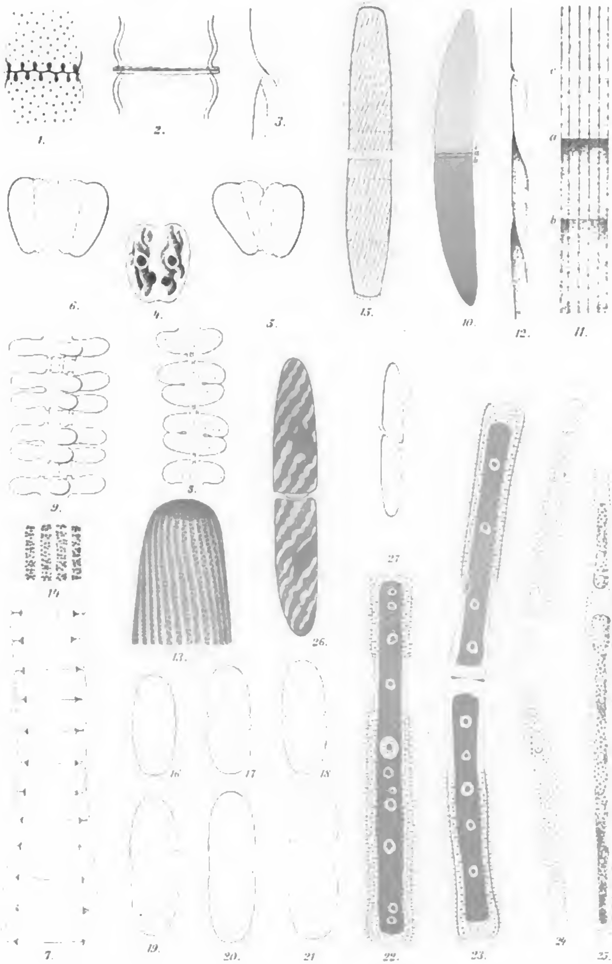

4.

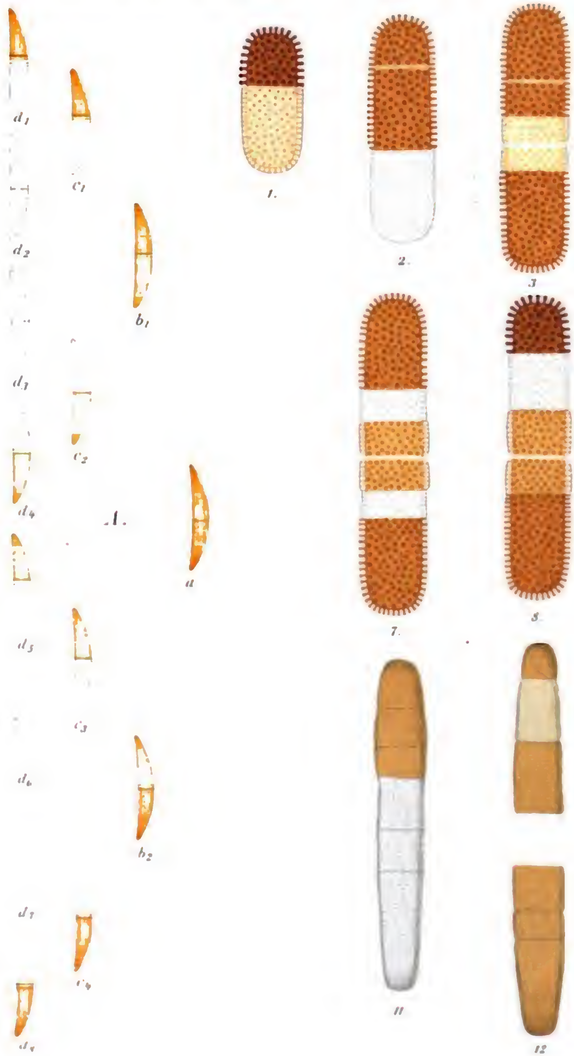

6.

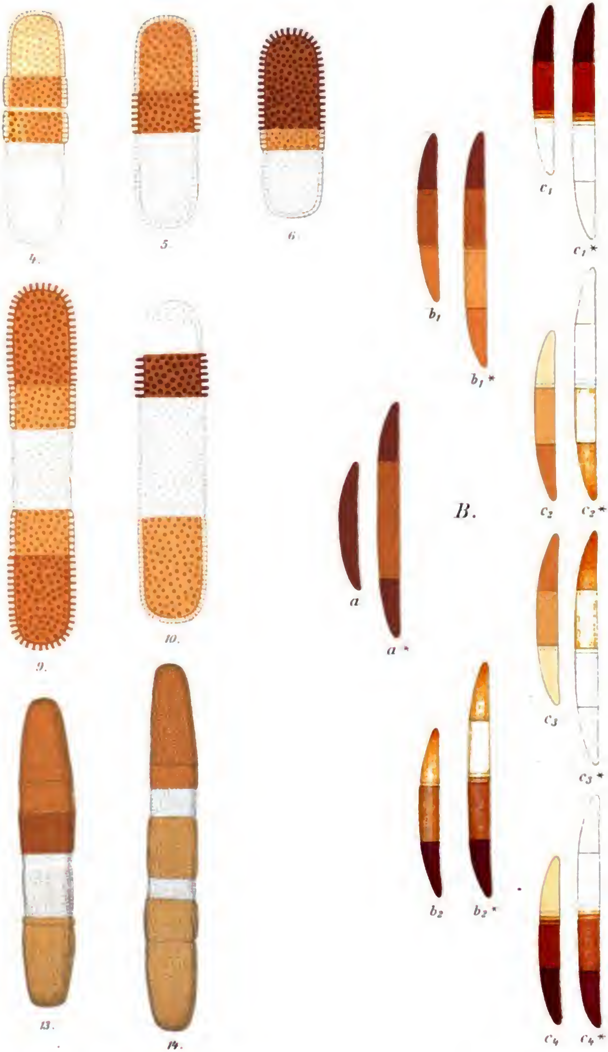
Oidium lactis.

R. Falck phot.


1. 4.
2. 5. 7. 11. 12. 13. 14.
15. 16.
3. 6. 8. 9. 10. 17.
20. 21. 22.
18.
23. 24. 25. 27. 26.
19.
31. 32. 33.
28. 36.
29. 30. 35. 34.
41.
40.
42.
39. 43. 45. 44 37. 38.


1.
2.
3.
6.
4.
5.
15.
10.
12.
11.
a
b
9.
8.
26.
27
14
13.
16
17
18
19.
20.
21
22.
23.
24
25.
7.


A.
a
1.
2.
3
7.
8.
11
12


4.
5.
6.
9.
10.
13.
14.
a
a*
B.
b₁
b₁*
b₂
b₂*
c₁
c₁*
c₂
c₂*
c₃
c₃*
c₄
c₄*

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.